SHOUT
SHARE
IT

HARVARD UNIVERSITY

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoology

Parmi la population du premier biotope, nous observons 84 p. cent d'individus qui présentent des caractères de la sous-espèce *ridibunda* et 16 p. cent ceux de la sous-espèce *esculenta*.

Les mesures effectuées sur le second groupe d'individus apportent des pourcentages nettement différents. Dans cette dernière population, 36,2 p. cent des animaux appartiennent à la sous-espèce *ridibunda* par leur rapport fémur - tibia, alors que 63,8 p. cent possèdent les caractères de la sous-espèce *esculenta*.

La cohabitation des deux populations, présentes en proportions différentes, pourrait être aussi clairement démontrée dans d'autres biotopes de la région. Les chiffres obtenus montreraient la même variabilité.

En résumé, les caractères distinctifs des deux formes, *esculenta* et *ridibunda*, observés en proportion variable au sein d'une même population de Grenouilles vertes, attestent de la superposition des deux sous-espèces dans notre région. La démonstration de leur cohabitation explique l'hétérogénéité de la population de Grenouilles vertes vivant dans la région bordelaise, hétérogénéité difficile à expliquer si nous n'admettons pas comme Kauri, l'existence d'une seule espèce : *Rana esculenta*, comprenant deux formes.

BIBLIOGRAPHIE

Angel. — 1946. — Amphibiens et reptiles. *Faune de France*. **45**, 204 p 83 fig.

Kauri. — 1954. — Uber die Systematische Stellung der europaïchen grünen Frösche *Rana esculenta* L. und *Rana ridibunda* Pall. *Lunds Univ. Arskrift*, **2**, 50, 30 p., 13 fig.

Pasteur et Bons. — 1959. — Les Batraciens du Maroc. *Travaux Inst. Sc. Chérifien*, Série Zool., n° 17, 241 p.

Laboratoire de Biologie Animale
Faculté des Sciences de Bordeaux.

Bordeaux. — Impr. E. Drouillard, 3, place de la Victoire.

TOME 107 1970 Série A - N° 3

MUS. COMP. ZOOL. LIBRARY MAR 9 1971 HARVARD UNIVERSITY

ACTES
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818
et reconnue comme établissement d'utilité publique
par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Quelques données descriptives et chronologiques sur le développement embryonnaire des pattes du Phasme Carausius morosus Br. : Évolution précoce de l'hypoderme et du mésoderme de la base de l'ébauche appendiculaire

B. FOURNIER

Hôtel des Sociétés Savantes
71, Rue du Loup
BORDEAUX

TOME 107 1970 Série A - N° 3

ACTES de la SOCIÉTÉ LINNÉENNE de BORDEAUX

Séance du 7 mars 1970

QUELQUES DONNÉES DESCRIPTIVES ET CHRONOLOGIQUES SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DES PATTES DU PHASME *Carausius morosus* BR. : ÉVOLUTION PRÉCOCE DE L'HYPODERME ET DU MÉSODERME DE LA BASE DE L'ÉBAUCHE APPENDICULAIRE

par Bernard Fournier.

Depuis les recherches de Lehmann, Leuzinger et Wiesmann (1926 [1], les études descriptives sur l'anatomie et le développement des pattes du *Carausius* ont été rares. Les observations de Marquardt (1939) [2] ont porté sur les pattes de larves. Plus récemment, nous nous sommes intéressé au développement des appendices thoraciques chez l'embryon, afin d'aborder une analyse expérimentale de la morphogenèse embryonnaire des pattes. Dans notre thèse de troisième cycle (1966) [3], nous avions fourni de nombreux repères chronologiques sur le développement de la patte, mais nous n'avions pas encore fait une étude précise de la musculature de la base de cet appendice. Depuis trois ans, nous nous sommes efforcé d'apporter à notre travail les compléments indispensables ; nous en avons consigné la majeure partie dans des publications [4, 5] et dans nos rapports d'activité au C.N.R.S. (années 1967-1968 et 1968-1969) [6, 7].

Les dessins du mémoire de Scholl (mai 1969) [8] se rapportent à des embryons d'un âge assez avancé (à partir du trente-troisième jour). La taille et le volume des muscles n'y semblent pas toujours conformes à la réalité, si bien qu'il est presque impossible à un expérimentateur d'utiliser directement ces données de Scholl. En outre, les recherches expérimentales rendent souvent nécessaire l'opération des embryons bien avant le trente-troisième jour, c'est-à-dire au stade IV [9] et, au plus tard, au début du stade V. Il en résulte que la connaissance des jeunes stades est tout à fait indispensable. Nous nous proposons, pour notre part, de donner une représentation de la musculature thoracique de la patte qui soit plus conforme aux besoins d'un microchirurgien. Surtout, nous tâcherons de préciser l'évolution de l'hypoderme

et du mésoderme de la base de la patte dans les stades embryonnaires les plus précoces. Notre travail porte sur les trois paires de pattes, pro, méso et métathoraciques.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Avant d'aborder cette étude, nous indiquerons rapidement les principales périodes du développement de l'embryon de *Carausius*. Notre échelle des stades embryonnaires (1964, 1967 [9 a, 9 b]) est divisée en sept stades comprenant chacun plusieurs sous-stades. Nous donnons ci-dessous un tableau qui nous paraît exprimer de façon aussi précise que possible la correspondance entre cette échelle et les stades choisis indépendamment par Scholl (1969). Lorsque nous ferons la comparaison des embryons observés par les deux auteurs, nous rappellerons par (F) ou (S) que l'échelle utilisée est celle de Fournier ou celle de Scholl (tableau I).

Nous avons confectionné des montages *in toto* pour tous les stades et sous-stades de notre échelle. Les jeunes embryons, non pigmentés, sont colorés au Bleu de Toluidine ou au Carmin chloro-alcoolique. A tous les sous-stades, des embryons ont été fixés, inclus, puis débités en sections sériées. Le plus souvent, les coupes sont colorées au Bleu de Toluidine-éosine ou à l'Hémalun-éosine, suivant des techniques appropriées au matériel embryonnaire [3].

Les apodèmes s'invaginent à la base des articles principaux de la patte, et en direction proximale. Généralement au nombre de deux par article, les apodèmes sont antagonistes et régissent la formation des masses musculaires présomptives [5]. Les articulations s'édifient plus tard, entre deux apodèmes. Une charnière articulaire comprend un système de deux points d'articulations, le plus souvent diamétralement opposés. Une telle charnière est dite bicondylienne. Chez *Carausius,* chaque point d'articulation est composé d'un condyle articulaire (du côté externe) et d'une apophyse articulaire qui s'emboîte dans le condyle (du côté interne). Ceci est valable pour les deux charnières fémoro-tibiale et trochantéro-coxale. Deux articles successifs sont toujours réunis en outre par une membrane articulaire souple.

La plupart du temps, nos figures et schémas représentent les organes vus depuis la face ventrale de l'embryon (plan superficiel), vers la région dorsale (plan profond). Il nous a semblé plus pratique de procéder ainsi puisque l'embryon à opérer se présente de cette manière à un microchirurgien.

I. — EVOLUTION DE L'ECTODERME DANS LES STADES EMBRYONNAIRES PRECOCES

Nous nous intéresserons plus particulièrement aux différenciations squelettiques des articles de la patte pendant l'embryo-

TABLEAU I.

ECHELLE de SCHOLL (1969 [8])	ECHELLE DE FOURNIER (1964, 1967 [9a, 9b])		
	Stades	Ages (jours) à 22° ± 1°C	(*)
	I_1	5	
	I_2	6 à 8	
	I_3	8 à 10	
	I_4	11 à 12	
I	II_1	13 à 14	
	II_2	15	
	II_3	16	
	II_4	17	Les bourgeons des pattes thoraciques se forment par évagination de l'hypoderme.
II	III_1	18	
	III_2	19	
	III_3	20	(... la croissance des ébauches de
III	III_4	21	pattes se poursuit...)
	IV_1	22	
	IV_2	23	
	IV_3	24	Ségrégation des articles principaux de la patte dans l'ordre suivant : prétarse,
	V_1	25	tibio-tarse,
	V_2	26	fémur,
IV	V_3	27	fémur,
	V_4	28	Séparation du tibia et du tarse,
	V_5	29	trochanter,
	VI_1	30	coxa,
	VI_2	31 - 32	Séparation du tibia et du tarse, article T_1 (proximal),
V	VI_3	33 - 34	article T_2 (distal par rapport à T_1)
	VI_4	35 - 36	article T_3 (distal par rapport à T_2)
	VI_5	37 - 38	article T_4 (distal par rapport à T_3)
VI	VI_6	39 - 41	article T_5 (distal par rapport à T_4)
	VI_7	42	
	VI_8	43 à 45	Stade de fermeture dorsale de l'embryon.
VII	VII_1	46 à 49	
	VII_2	50 à 52	
	VII_3	53 à 55	
VIII	VII_4	56 à 59	
	VII_5	60 à 67	
	VII_6	68 à 75	
IX	VII_7	76 à 84	
		85e (en moyenne)	Eclosion de la larve.

(*) Nous donnons ci-dessous quelques indications morphologiques sur le développement des ébauches de pattes. Pour des renseignements plus détaillés, se reporter à notre travail de 1967 (9b).

genèse. Il est nécessaire d'examiner tout d'abord les formations apodémales et articulaires. La chronologie de la différenciation des apodèmes a été établie par nous en 1966 [3] et en 1968 [5]. Nous indiquons brièvement les stades d'apparition dans le tableau II :

Tableau II.

1° *Apodème tendineux* :	apparaît au stade V_2. Son extrémité atteint la région postérieure de l'articulation tibio-tarsienne présomptive au stade V_3, la base du tibia au stade V_4, et la base du fémur au stade V_5.
2° *Apodèmes tibiaux* :	apparaissent au stade V_4.
3° *Apodèmes tarsaux* :	apparaissent au stade V_5.
4° *Apodèmes trochantéraux* :	apparaissent au stade VI_1.

La position des différents apodèmes ou des diverses zones apodémales présomptives permet de situer approximativement les emplacements des futures articulations.

1° Formation des articulations.

La limite proximale d'un nouvel article est soulignée par une constriction. Cette constriction marque la base de l'article et se traduit dans les coupes histologiques par l'apparition d'un amincissement annulaire de l'ectoderme. Cet anneau, qui peut s'élargir, forme l'un des constituants de l'articulation, la membrane articulaire souple.

Au cours de l'invagination des apodèmes, nous avons observé que les zones hypodermiques voisines de la constriction articulaire en cours de formation se déplacent (fig. 1). Les articles distal et proximal, situés de part et d'autre de la constriction, seront respectivement désignés par I et II.

L'invagination des apodèmes (fig. 1 a) à la base d'un article (article I) provoque une légère évagination de la portion de marge proximale de cet article qui est située entre les deux bases d'apodèmes (fig. 1 b et 1 c). La marge distale de l'article à l'intérieur duquel s'enfoncent les apodèmes (article II) s'évagine aussi, mais elle paraît s'étirer vers l'extrémité de la patte, dans un mouvement (fig. 1 d et 1 e) qui enveloppe l'évagination basipète de la marge proximale de l'article I.

Dans les pattes de *Carausius*, la formation d'un point d'articulation résulte de ces deux processus : l'apophyse articulaire est une différenciation provenant de l'article distal (I) tandis que le condyle articulaire est une différenciation provenant de l'article proximal (II).

Le modelage de l'articulation fémoro-tibiale s'effectue suivant

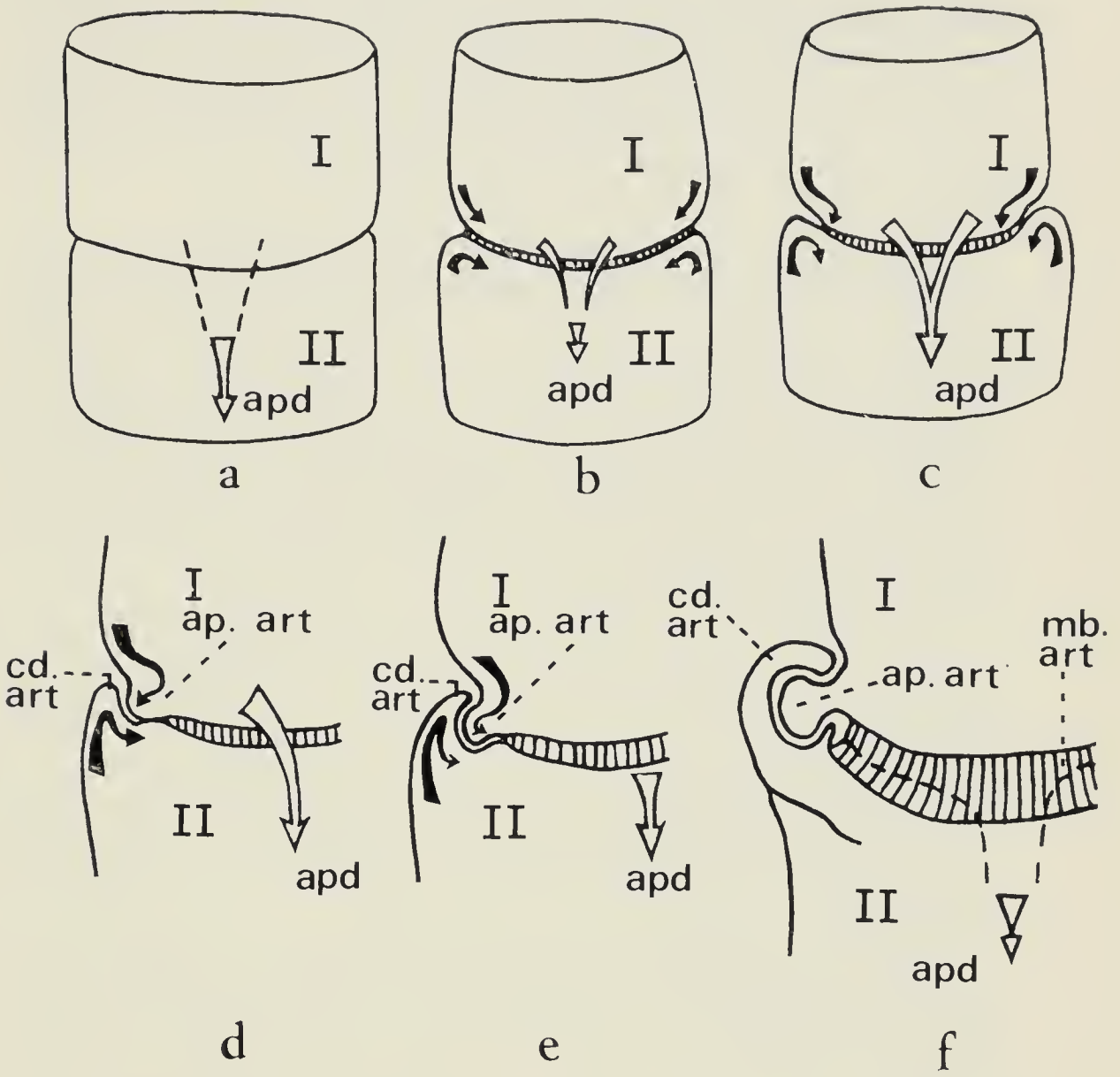

Fig. 1. — Schémas explicatifs montrant le processus de formation d'une articulation chez *Carausius*.

ce schéma. Les observations que nous avons faites sur le développement des articulations trochantéro-coxale et coxo-thoraciques montrent que la genèse de ces charnières doit suivre le même schéma. Nos résultats corroborent donc les indications de Weber (1952) sur les points articulaires. La formation des articulations nous apparaît comme un phénomène intimement lié à la formation des apodèmes. Nous avons abordé des recherches expérimentales sur ce sujet.

2° Orientation des apodèmes et des articulations pendant l'embryogenèse.

a) *Au stade* V_3^F : la position des masses musculaires présomptives et l'examen de leur évolution nous ont permis d'identifier

les zones de différenciation des apodèmes [5]. Grâce aux observations histologiques (notamment le repérage des masses musculaires présomptives dans chacun des articles présomptifs de la patte) et les renseignements collationnés à partir de montages *in toto*, nous pouvons définir au stade V_3^F (27 jours) les emplacements des apodèmes présomptifs et des régions apodémales présomptives.

Il nous faut toutefois définir les différentes faces (ou régions) de la base de la patte (fig. 2), dont la section est presque circulaire. Chaque face de l'appendice est représentée sur notre schéma par un arc de cercle de 90°. La face tournée vers la tête sera appelée région antérieure, alors que celle qui est située vers l'extrémité abdominale du corps sera la région postérieure. Près du plan sagittal, nous aurons la région ventrale, et, du côté latéral du segment correspondant, nous verrons la région latérale ou dorsale. Les milieux de ces quatre régions sont respectivement indiqués par les lettres a, p, v et d.

Au stade V_3^F, les deux ébauches thoraciques d'un même segment sont en contact par leurs extrémités et chacune présente une légère torsion autour de son axe dont nos figures 3 et 4, simplifiées, ne tiennent pas compte. Nous fournirons des indications détaillées sur cette torsion des pattes dans une prochaine publication. Nous schématisons les zones apodémales et les points d'articulations présomptifs par un signe distinct. Ces différenciations hypodermiques sont repérables au niveau des constrictions articulaires.

Les zones apodémales présomptives (fig. 3) du prétarse, tarse, tibia et du trochanter sont disposées au milieu des régions antérieure et postérieure, respectivement au niveau des constrictions suivantes (formées ou non) : prétarso-tarsienne, tarso-tibiale, tibio-fémorale et trochantéro-coxale. Les zones apodémales présomptives du fémur sont situées au niveau de la constriction fémoro-trochantérale et au milieu des régions antéro-dorsale et postéro-ventrale.

Les points d'articulations (fig. 4) se forment eux aussi au niveau des constrictions interarticulaires, mais à mi-chemin entre deux apodèmes, ce qui revient à dire que les points d'articulations sont à 90° des zones apodémales. Ces points, appartenant aux charnières prétarso-tarsienne, tarso-tibiale, tibio-fémorale et trochantéro-coxale, sont respectivement placés au niveau des constrictions portant le même nom, et au milieu des faces dorsale et ventrale de la patte. Les pseudo-points articulaires fémoro-trochantéraux se trouvent au milieu des régions antéro-ventrale et postéro-dorsale, au niveau de la constriction fémoro-trochantérale.

Au stade V_3^F, le trochanter et le coxa n'ont pas effectué leur

ségrégation. Mais la région proximale de la patte, encore indifférenciée, comprend le matériel ectodermique des deux articles proximaux. Le contour de la base du coxa présomptif est presque circulaire (fig. 5).

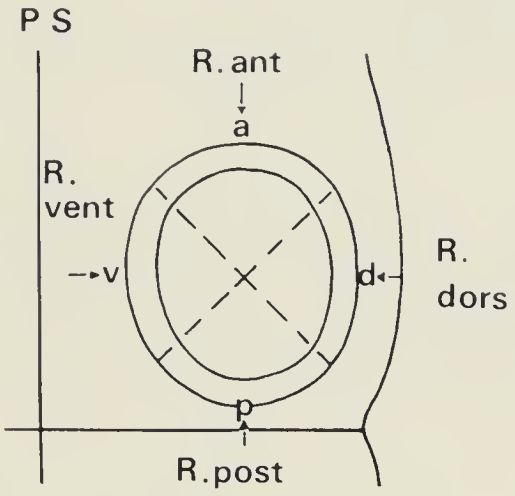

fig. 2

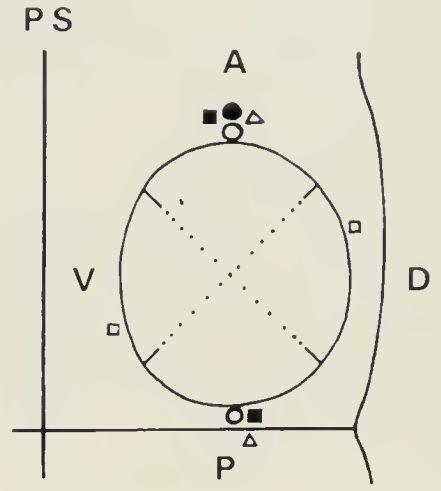

fig. 3

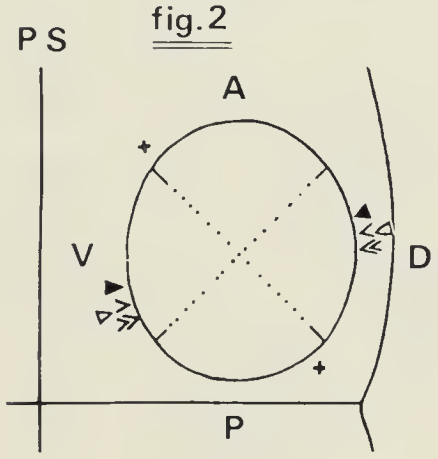

fig. 4

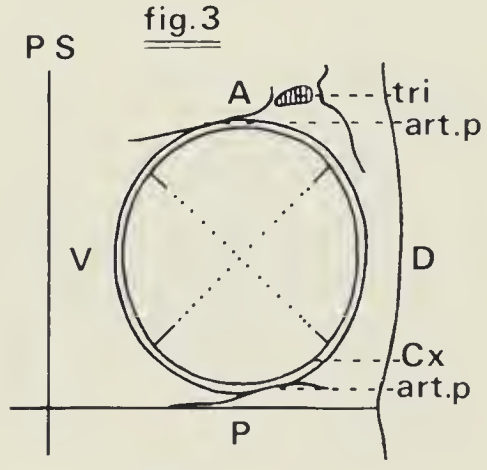

fig. 5

apodèmes tendineux (●), tarsaux (○), tibiaux (■), et trochantéraux (△); apodèmes fémoraux (□).

articulations prétarso-tarsienne et tarsiennes (▸◂), tarso-tibiale (><), tibio-fémorale (»«), fémoro-trochantérale (++), trochantéro-coxale (▷◁).

Fig. 2. — Orientation des parois hypodermiques d'une patte gauche, à la base du coxa, chez un embryon au stade V_3^F.

Fig. 3. — Emplacements schématiques des zones apodémales présomptives dans une patte gauche chez un embryon au stade V_3^F.

Fig. 4. — Emplacements schématiques des zones d'articulations présomptives dans une patte gauche chez un embryon au stade V_3^F.

Fig. 5. — Emplacements présomptifs des articulations coxo-thoraciques et du territoire trochantinal pour une patte gauche chez un embryon au stade V_3^F.

Un léger bourrelet ectodermique est visible dans la région pré-appendiculaire de la paroi du segment thoracique et s'accole fortement à la partie antérieure de la base du coxa présomptif. Dans la région post-appendiculaire du segment thoracique, un deuxième bourrelet ectodermique s'accole à la partie postérieure de la base du coxa présomptif, mais la zone de contact est moins étendue que pour le bourrelet pré-appendiculaire (fig. 5).

Au stade V_3^F, les coupes histologiques permettent d'observer une répartition particulière des cellules dans l'ectoderme du segment.

Coupes transversales :

La zone ganglionnaire présente une limite franche du côté latéral. Du côté ventral, l'ectoderme de la patte est assez nettement délimité par rapport à celui du segment. Entre ces deux limites, nous repérons une portion d'ectoderme (P) qui correspondrait à la région ventrale du pleurite, comme nous le verrons plus loin (fig. 6).

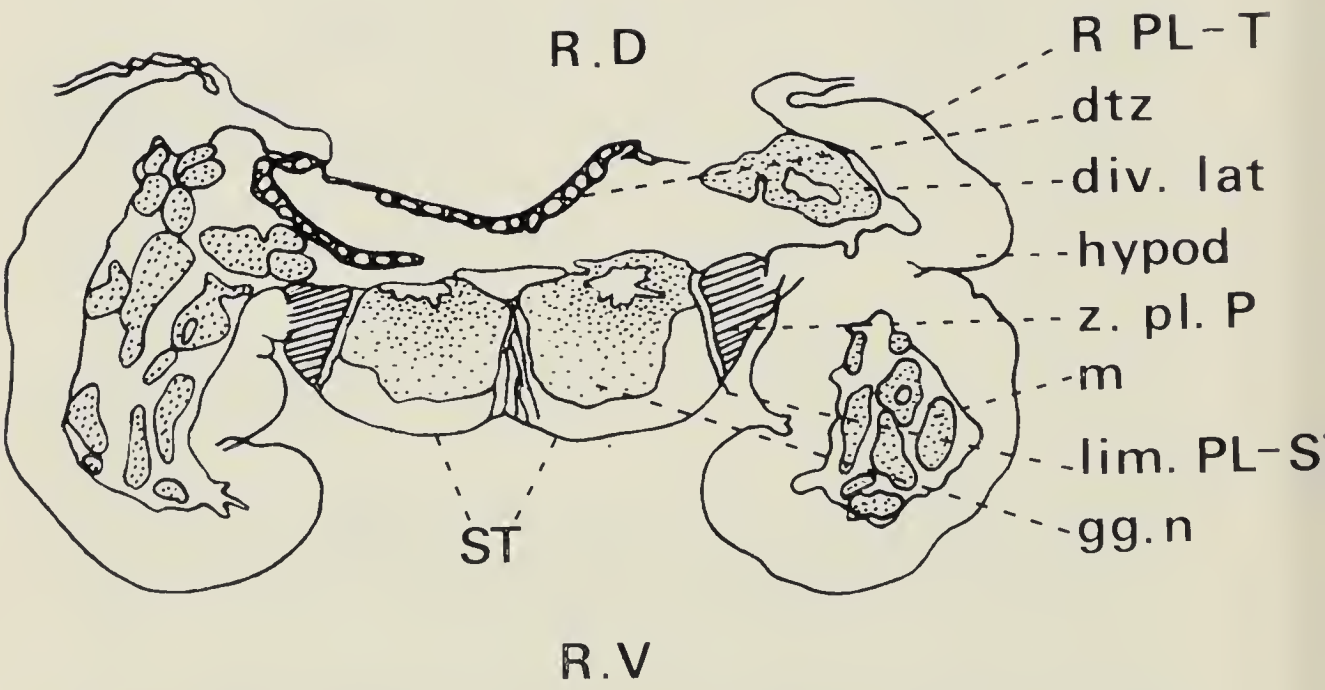

Fig. 6. — Section transversale d'un segment prothoracique au stade V_3^F, montrant la « limite » hypodermique sterno-pleurale.

Coupes frontales :

On repère une orientation particulière des cellules ectodermiques dans la région pré-appendiculaire du segment. A la fin du stade V_3^F, elles forment un bourrelet qui s'étend transversalement, du bord latéral vers le plan sagittal.

Il semble que ces cellules soient « poussées » vers le plan sagittal, dans une direction oblique, antéro-postérieure et latéro-

médiane. Les cellules de la région (P) paraissent faiblement déplacées vers la région postérieure du segment.

b) *Au cours des deux stades qui suivent* (V_4^F et V_5^F), les extrémités des pattes, jointives dans le plan sagittal, s'allongent et croissent en direction de l'extrémité postérieure du corps de l'embryon. Ce mouvement entraîne une torsion de la base de la patte dans la région du trochanter présomptif. Une rotation de 90° de la base de la patte se greffe sur ce simple mouvement mécanique et paraît enclenchée par le déplacement de cellules ectodermiques de la région antérieure du segment. Cette rotation agit à la fois sur le trochanter et sur le coxa présomptifs. Les zones particulières de contact entre la base du coxa présomptif et la paroi du segment thoracique vont se déplacer (fig. 7). Le bourrelet ectodermique dans la région pré-appendiculaire du segment s'épaissit en profondeur et repousse le territoire antérieur de la base du coxa présomptif vers le plan sagittal. Au début du stade V_4^F, la région ectodermique (P) subit les effets du déplacement du bourrelet ectodermique antérieur et de la rotation de la base de la patte : elle se trouve déportée vers le plan sagittal, en direction postérieure.

Au stade V_5^F, une apophyse sternale s'invagine contre la zone postéro-ventrale de la base du coxa présomptif (fig. 8). Elle semble se former en partie dans la région postérieure de la zone (P) et aussi dans la mince portion d'ectoderme ventral qui est plus proche du plan sagittal. Le point d'invagination de l'apophyse sternale se déplace vers la région antérieure du segment jusqu'à devenir ventrale par rapport à la patte (fig. 7 c).

L'invagination englobe en partie la région (P), dont la face ventrale devient interne. Il en va de même pour une partie de la région ectodermique proche du plan sagittal. D'après Weber (1933, 1952) [13], la « furca » aurait une origine subcoxale. Dans ces conditions, il ne pourrait y avoir de vrais « muscles sternaux ». Scholl (1969) pense qu'au contraire il existe de vrais muscles sternaux, ce qui laisserait croire que la « furca » est d'origine sternale.

Weber se fonde sur des observations de matériel larvaire et les résultats de Heymons et Ferris. Scholl se réfère à des observations sur des embryons à partir du stade VI_3^F, ce qui est un stade beaucoup trop tardif à notre avis pour analyser les origines de l'apophyse sternale.

Nous avons pu constater que l'apophyse sternale s'invaginait très près de la base de la patte dans une région (P) que nous croyons être celle de la région ventrale du pleurite. Nous pensons que cette région ventrale du pleurite pourrait correspondre à celle du subcoxa présomptif. Cependant, cette invagination s'étend aussi vers le plan sagittal, dans une zone dont l'origine paraît

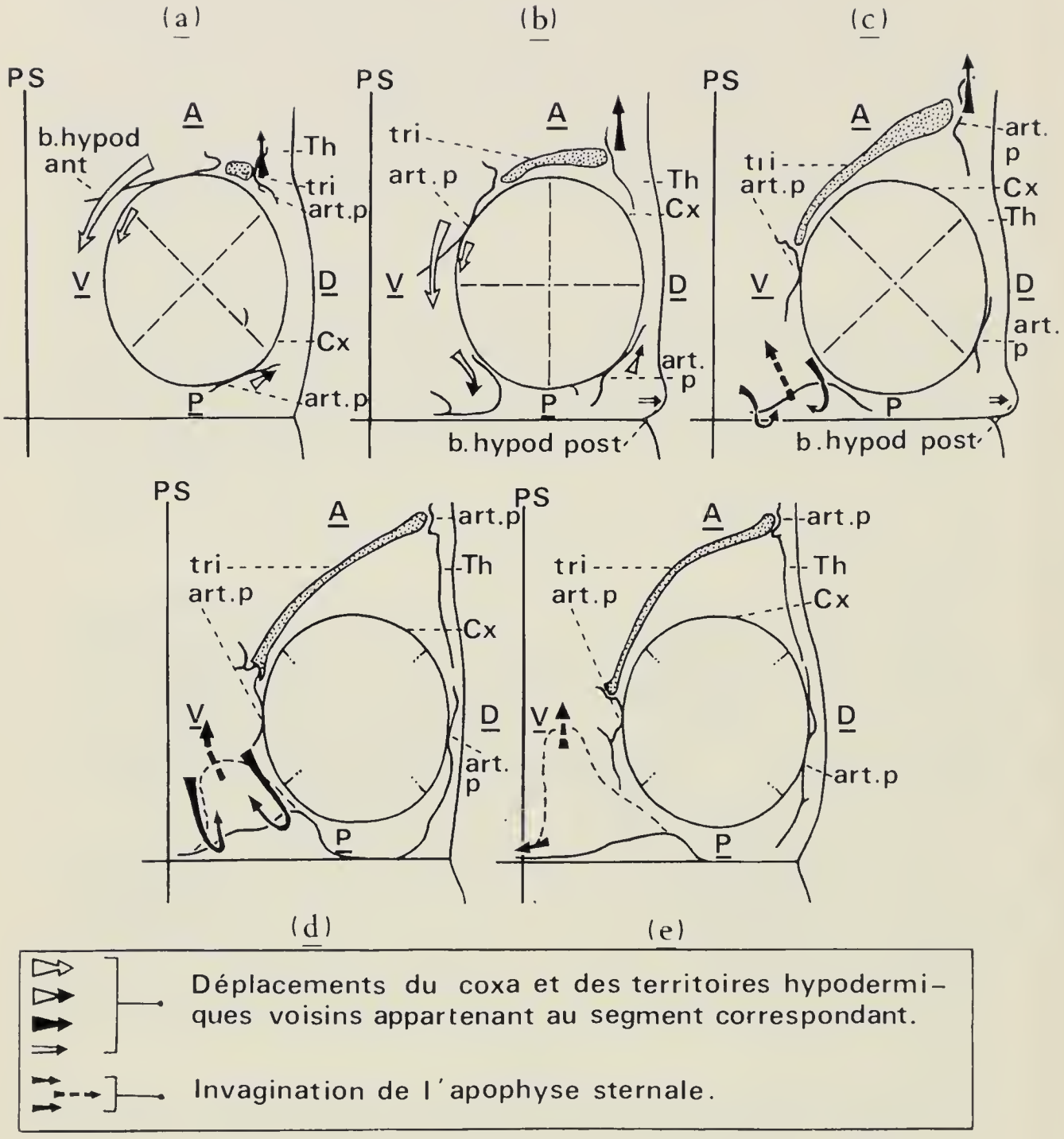

FIG. 7. — Représentation schématique de l'orientation de la base d'une patte du côté gauche chez un embryon entre le stade V_3^F et le stade VI_3^F.

a, b, c, orientation de la base du coxa pendant la rotation de celui-ci sur le segment thoracique correspondant (stades respectifs : V_3^F, V_4^F et V_5^F).

d, e, invagination de l'apophyse sternale.

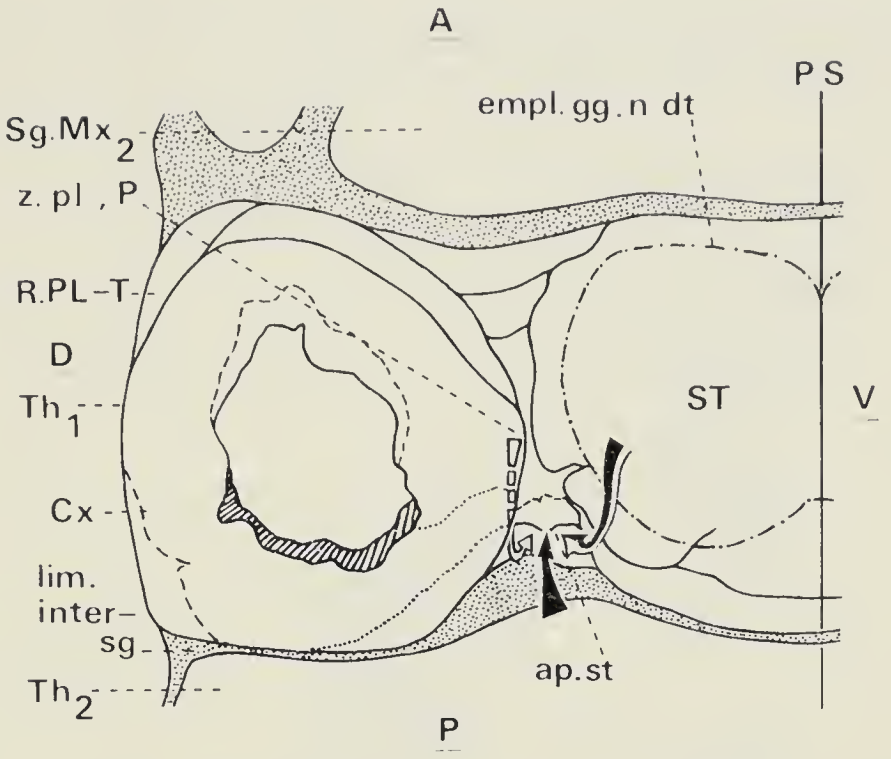

Fig. 8. — Représentation semi-schématique de l'apophyse sternale au début de son invagination, près de la base d'une patte prothoracique droite chez un embryon au stade V_5^F.

essentiellement sternale. Par la suite, les remaniements de l'ectoderme au cours des stades plus âgés compliquent énormément la reconnaissance des territoires segmentaires. Toutefois, les observations des jeunes embryons nous conduisent à penser que l'apophyse sternale est constituée à la fois d'éléments d'origine pleurale (« subcoxale ») et d'éléments d'origine sternale. Nous verrons plus loin ce que les observations sur l'évolution de la musculature extrinsèque de la patte peuvent apporter comme renseignements sur ce point. L'invagination de l'apophyse sternale pourrait en tout cas accentuer le mouvement de rotation du coxa présomptif jusqu'au stade VI_1^F.

Dans des coupes transversales au stade VI_1^F, on constate que les cellules de l'hypoderme ventral du segment thoracique se rassemblent en îlots bien particuliers. Des remaniements importants semblent se produire. Peut-être ces îlots de cellules correspondent-ils à la toute première différenciation des futurs sclérites ventraux (fig. 9).

Pendant le stade V_4^F, la zone de contact entre le bourrelet ectodermique de la région pré-appendiculaire du segment et la région antérieure de la base du coxa présomptif se déplace elle aussi vers le plan sagittal et entraine par ce mouvement l'extension d'un territoire pleural antérieur très petit (fig. 7). L'étirement

progressif de ce territoire débute au stade V_4^F et se poursuit jusqu'au stade VI_6^F. Nous constatons que la formation du trochantin découle d'un déplacement synchrone de la base de l'ébauche et du territoire subcoxal pré-appendiculaire, et non pas d'une

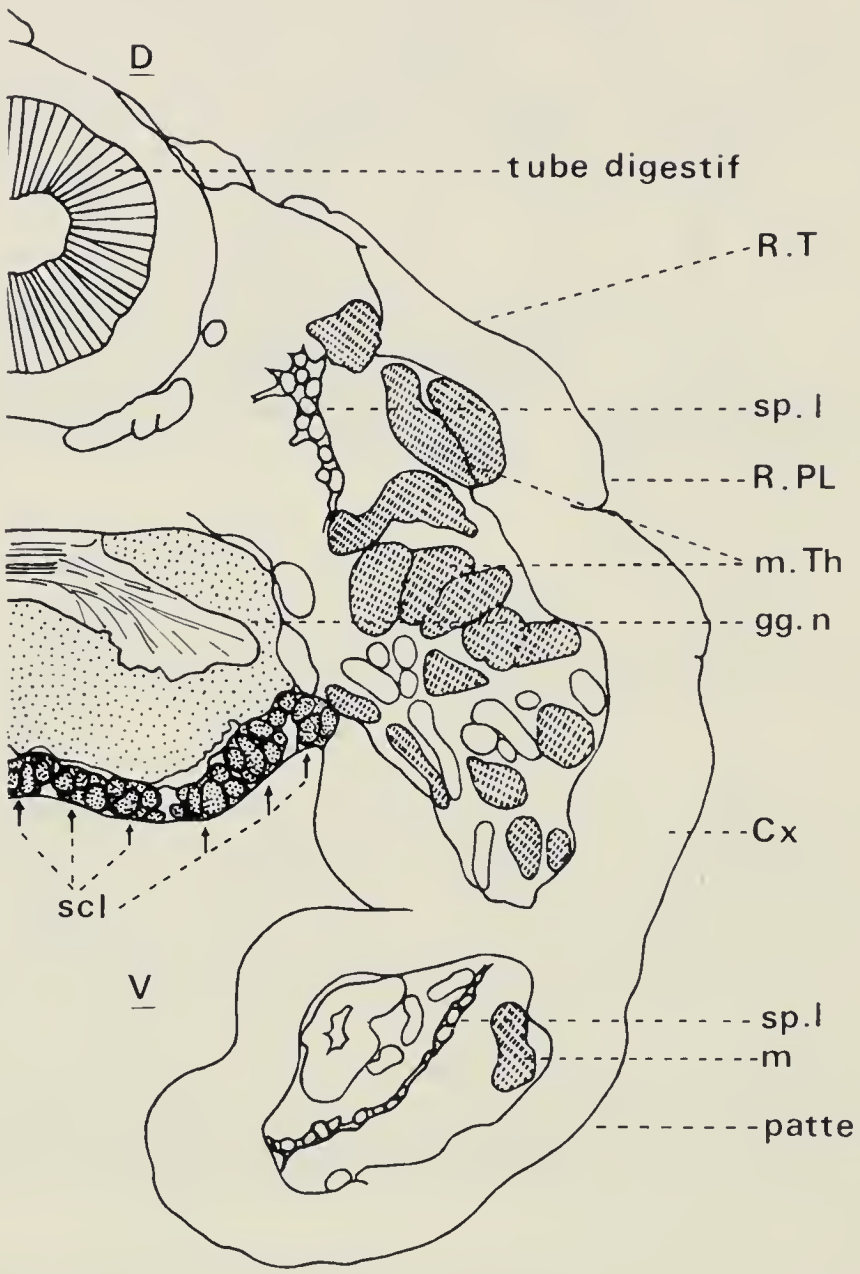

Fig. 9. — Section histologique transversale d'une patte métathoracique chez un embryon au stade VI_1^F montrant le découpage de la paroi hypodermique ventrale en îlots cellulaires.

division du coxa présomptif. La formation de ce sclérite est liée à la rotation de la patte puisqu'elle accompagne le déplacement du point d'articulation antérieur du coxa présomptif sur le segment (région du subcoxa présomptif) (*).

(*) Voir pp. 27 et 29, pour le muscle trochantinal Lt-tri.

Après la rotation de 90° indiquée plus haut, tous les apodèmes et toutes les articulations ont acquis les positions définitives indiquées dans les figures 10 et 11. Nous représentons les apodèmes et les articulations par les mêmes signes que ceux utilisés dans les figures 2 et 3. Les points articulaires sont antérieurs et postérieurs, à l'exception de l'ensemble fémoro-trochantéral qui a une orientation dorso-ventrale, tout comme la charnière coxo-thoracique. C'est ce qu'il est possible d'observer au stade VI_1^F. Signalons que nous n'avons pas trouvé d'indications sur ce sujet dans le mémoire de Scholl.

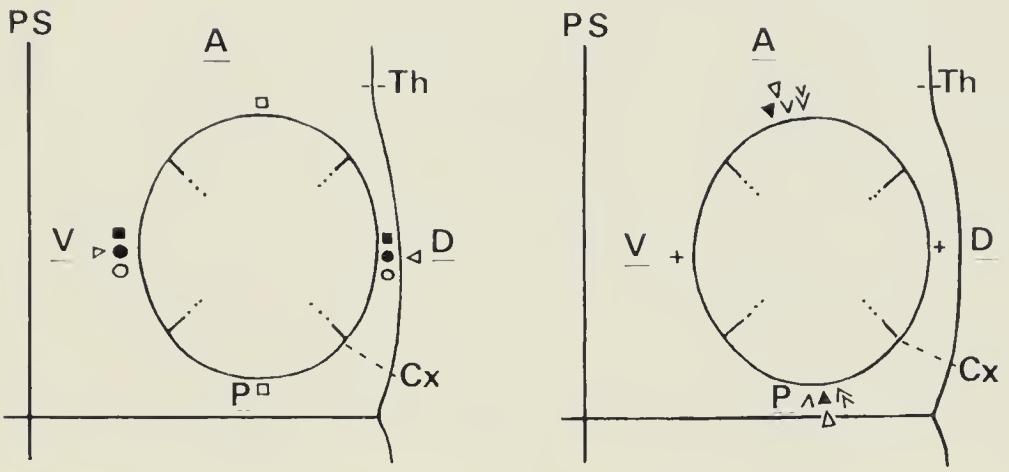

fig.10 fig.11

apodèmes tendineux (●), tarsaux (○), tibiaux (■), fémoraux (□), et trochantéraux (△).

articulations prétarso-tarsienne et tarsiennes (▶◀), tarso-tibiale (><), tibio-fémorale (⋙⋘), fémoro-trochantérale (++), trochantéro-coxale (▷◁).

Fig. 10. — Emplacements schématiques des apodèmes dans une patte gauche, chez un embryon au stade V_5^F.

Fig. 11. — Emplacements schématiques des articulations dans une patte gauche chez un embryon au stade V_5^F.

3° Résumé et Conclusions.

Un bourrelet ectodermique se forme dans la région pré-appendiculaire du segment thoracique et croît en direction postérieure, entre le plan sagittal et la patte. La base du coxa présomptif, étroitement reliée à cette zone, est ainsi déplacée d'avant en arrière en effectuant un mouvement de rotation de 90°. L'apparition du trochantin est liée à cette rotation. Ce sclérite, qui intervient directement dans les déplacements de la patte, ne sera toutefois bien visible qu'au stade VI_6^F.

Les régions antérieure et postérieure de l'ébauche de la

patte deviennent respectivement ventrale et dorsale. A la base de l'appendice, ces régions englobent les futures articulations coxo-thoraciques ou mieux coxo-subcoxales ; on peut en déduire que ces formations subissent, à l'état présomptif, la rotation de 90°.

Le sternum thoracique nous apparaît comme une formation paire et le subcoxa semblerait déjà préfiguré au moment où se produit l'invagination de l'apophyse sternale (stade V_5^F). Toutefois, il faut observer l'évolution des masses musculaires thoraciques avant d'affirmer que le subcoxa est vraiment préfiguré à ce stade. Nos observations sur les jeunes embryons nous conduisent à émettre quelques réserves sur la comparaison que fait Scholl entre le tentorium et la furca. Chez l'embryon jeune (stade III_1^F par exemple), la limite intersegmentaire est clairement marquée par un agencement particulier des noyaux des cellules hypodermiques. A cet endroit, la basophilie est faible ou inexistante sur le bord interne de l'hypoderme. L'orientation des noyaux des cellules ectodermiques est antéro-postérieure. Au contraire, dans le segment lui-même, les éléments cellulaires de l'ectoderme sont allongés dorso-ventralement. Pour notre part, nous avons bien observé l'invagination de l'apophyse sternale dans une zone intra-segmentaire. Mais en l'état actuel de nos connaissances nous ne voulons pas assimiler morphologiquement cette apophyse au tentorium, en nous fondant sur les seules données de Scholl.

II. — EVOLUTION DU MESODERME DANS LES STADES EMBRYONNAIRES PRECOCES (*)

Si le développement initial de la vésicule coelomique est bien connu (Wiesmann, 1926 [1]), l'organisation des masses musculaires l'est peu, ou pas du tout. Dans notre thèse de troisième cycle (1966), nous avons abordé avec précision l'étude des masses musculaires des articles distaux.

Nous avons apporté des compléments d'observations pour ce qui est de l'organisation des masses musculaires contenues dans le coxa et pour la musculature extrinsèque motrice du coxa [6, 7]. Les observations de Scholl concernent les embryons des stades VI_3^F à VII_7^F : elles ne portent donc pas sur la période capitale de l'édification des masses musculaires présomptives, qui s'étend du stade V_3^F au stade VI_3^F.

Nos études histologiques, faites sur les stades de plus en plus jeunes et suivies de reconstructions, nous permettent de définir la position des masses musculaires présomptives.

NOTA. — Nous tenons à préciser la définition des points d'attache des muscles, les termes « origines » et « insertions »

(*) Pour l'ensemble de ce chapitre (2) nous nous référons à la nomenclature de Marquardt (F.), 1939.

nous paraissant impropres. Nos résultats expérimentaux (1968) [5] montrent que la première attache du muscle s'établit sur l'apodème qui régit sa formation. Nous appellerons cette zone musculaire la région *distale* du muscle. L'attache sur la paroi du segment (ou celle d'un article) se fait ensuite, et nous désignerons par *proximale* la région correspondante du muscle.

Le tableau III ci-dessous montre quelles sont les orientations des masses musculaires des articles distaux, aux stades V_2^F et VI_1^F.

Tableau III

Articles	Stades V_2^F - V_3^F		Stade VI_1^F	
	Muscles dépresseurs	Muscles élévateurs	Muscles dépresseurs	Muscles élévateurs
Tibia ou Tb	1 muscle du prétarse antéro-ventral Ptb-ptar (Pf-u) 2 muscles du tarse, antérieurs P_1 et $_2$ tb-tar	1 muscle du tarse postéro-dorsal P_3 tb-tar	1 muscle du prétarse ventral Ptb-ptar (Pf-u) 2 muscles du tarse, ventraux P_1 et $_2$ tb-tar	1 muscle du tarse dorsal P_3 tb-tar
Fémur ou Fm	1 muscle du prétarse antérieur (Pf-u) 2 muscles du tibia antéro-ventraux P_1 et $_2$ fm-tb	2 muscles du tibia postéro-dorsaux P_3 et $_4$ fm-tb	1 muscle du prétarse ventral (Pf-u) 2 muscles du tibia ventraux P_1 et $_2$ fm-tb	2 muscles du tibia dorsaux P_3 et $_4$ fm-tb
Trochanter ou Tr	1 muscle rudimentaire du fémur antéro-dorsal P_1 tr-fm		1 muscle rudimentaire du fémur dorsal P_1 tr-fm	

Il n'existe pas de dénomination spéciale pour ces muscles, à l'exception du muscle dépresseur du prétarse, que Marquardt désigne par Pf-u. Nous proposons pour les autres une dénomination qui repose sur les critères de la nomenclature de Marquardt (1939). Il s'agit de muscles moteurs de la patte (P), contenus dans les articles trochantéraux (tr), fémoraux (fm) et tibiaux (tb), qui font se mouvoir les articles suivants : prétarse (ptar), tarse (tar), tibia (tb) et fémur (fm). Exemple : le muscle rudimentaire contenu dans le trochanter et fléchisseur du fémur sera P_1 tr-fm.

Ces masses musculaires proviennent uniquement du diverticule ventral primaire de la vésicule coelomique. Au stade V_2^F-V_3^F, quatre diverticules nouveaux pénètrent dans la région basale de la patte qui correspond aux deux articles proximaux à l'état présomptif. Ce sont les diverticules rostral-externe, rostral-interne, anal-externe et anal-interne (fig. 12). D'après Roonwall (1937) et Scholl (1969), la subdivision de la vésicule coelomique en quatre parties n'existe pas. Nos coupes transversales de pattes au stade V_3^F montrent quatre diverticules bien nets [3]. En outre, nous avons démontré [3], grâce à des sections frontales sériées, que le diverticule ventral présentait sur les trois quarts proximaux de sa longueur une section quadrangulaire.

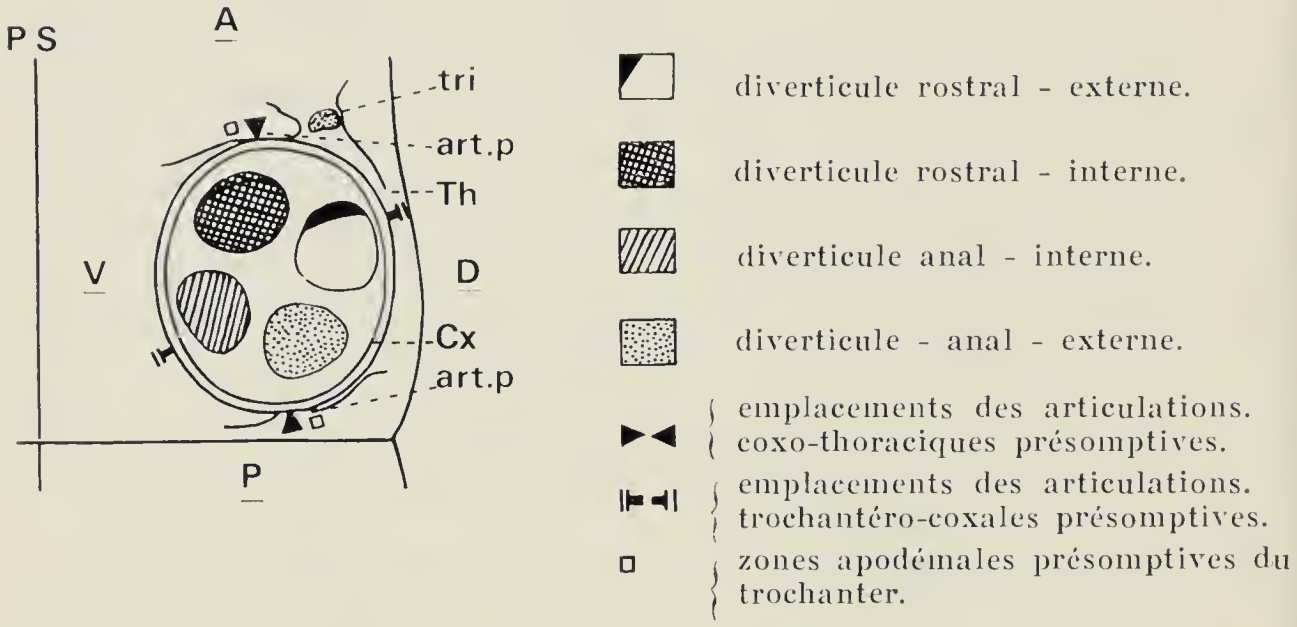

Fig. 12. — Emplacement schématique des quatre diverticules coelomiques ventraux dans la cavité coxale d'une patte gauche, chez un embryon au stade $(V_2\text{-}V_3)^F$.

1° Muscles coxaux du trochanter.

Afin de faciliter la compréhension de l'évolution de ces muscles, nous nous référerons uniquement à des observations faites sur les pattes du côté gauche de l'embryon (fig. 13).

Les plans d'orientation des masses musculaires sont légèrement obliques par rapport à ceux des apodèmes et des articulations (torsion). Les diverticules internes et externes se trouvent placés dans des plans parasagittaux légèrement obliques. Scholl n'a pas du tout abordé l'étude de la musculature coxale du trochanter. Pourtant, comme nous le verrons plus loin, la musculature coxale du trochanter doit être étudiée avec la musculature thoracique du coxa, car l'une et l'autre subissent les mêmes phénomènes morphogénétiques et effectuent leur ségrégation ensemble.

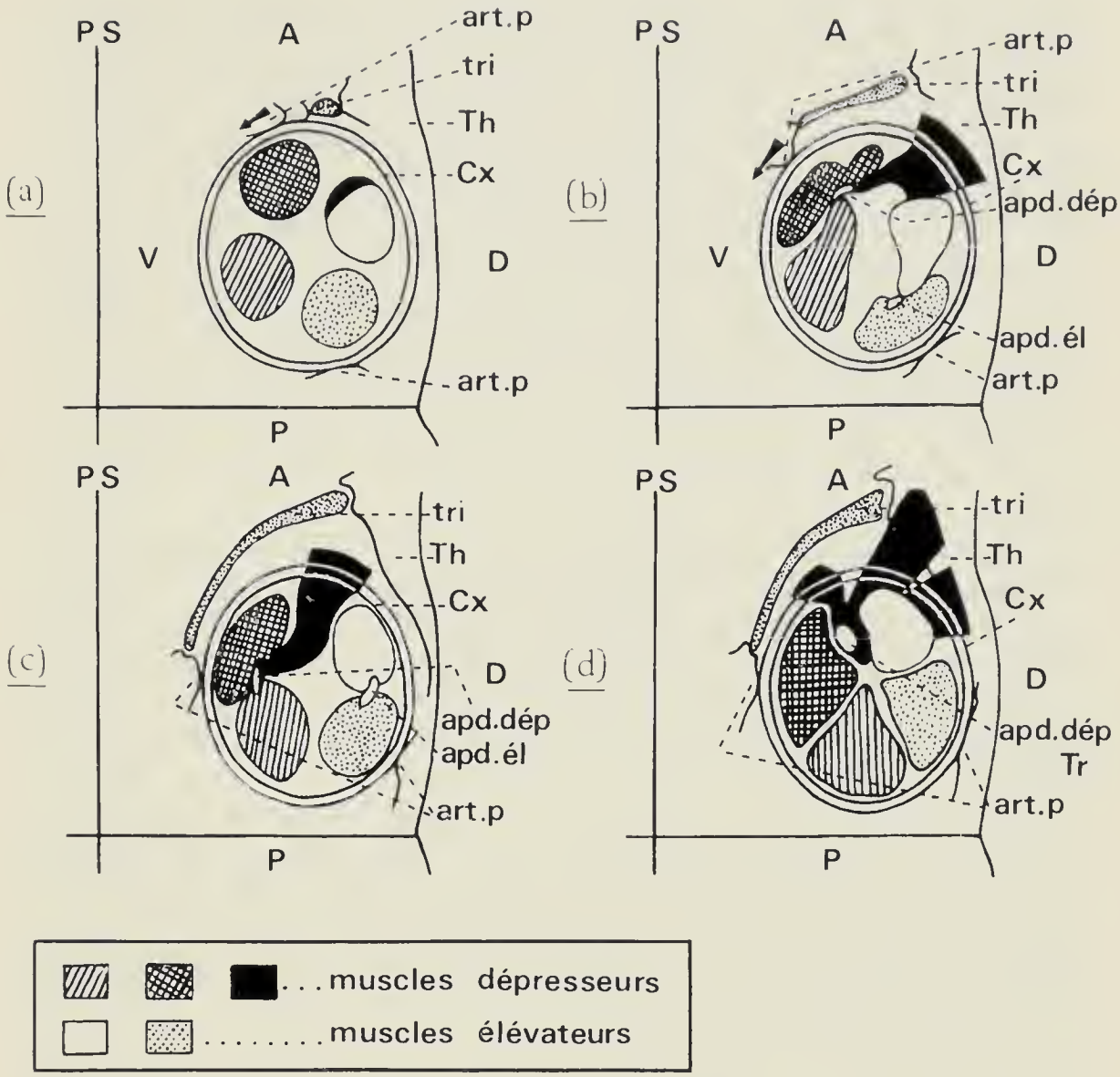

Fig. 13. — Représentation schématique de l'évolution et l'orientation des masses musculaires présomptives du trochanter contenues dans le coxa.

(a, position primitive au stade $(V_2\text{-}V_3)^F$; b, position au stade V_4^F ; c, position au stade $(V_5\text{-}VI_1)^F$, section dans la région distale du coxa ; d, position au stade $(V_5\text{-}VI_1)^F$, section dans la région proximale du coxa).

Au stade V_3^F-V_4^F, les masses musculaires présomptives sont visibles, mais ne se sont pas encore séparées les unes des autres. La majeure partie des quatre diverticules se détache de la vésicule coelomique. Les quatre nouvelles portions de diverticule se subdivisent définitivement au cours des deux stades suivants et, à la fin du stade V_5^F, les muscles coxaux du trochanter seront clairement ébauchés.

a) *Masses musculaires présomptives à fonction de fléchisseurs :*

Ces masses musculaires, contenues dans la cavité coxale,

appartiennent aux diverticules rostral-interne et anal-interne. La partie antérieure du diverticule rostral-externe est encore en continuité avec la vésicule coelomique lorsqu'au stade V_4^F les quatre diverticules s'en sont partiellement séparés. On assiste à un déplacement de l'extrémité distale de cette partie vers l'ébauche de l'apodème antéro-ventral sur laquelle elle s'insère (fig. 13).

Une fois séparées de la vésicule coelomique, ces masses musculaires seront composées de trois parties distinctes : P_1cx-tr, $P_{1,2a}$ cx-tr et Lth-tr. La plus longue d'entre elles (la troisième) a subi une torsion de 90° environ vers la droite de l'embryon (dans le même sens que la rotation de la patte), avant même que le coxa se soit édifié.

b) *Masses musculaires présomptives à fonction d'élévateurs* (fig. 13).

Les deux tiers postérieurs du diverticule rostral-externe se séparent de la vésicule coelomique et constituent, avec le diverticule anal-externe, l'ensemble des futurs muscles coxaux élévateurs du trochanter. Ces deux diverticules donnent respectivement les masses musculaires suivantes : $P_{3,3a}$ cx-tr et P_5 cx-tr pour le diverticule rostral-externe et $P_{4,4a}$ cx-tr pour le diverticule anal-externe.

En résumé, dans le tube que représente le coxa, les deux ensembles de masses musculaires sont contenus dans deux hémi-cylindres. L'ensemble des futurs muscles à fonction de fléchisseurs est contenu dans l'hémi-cylindre antéro-ventral alors que l'ensemble des futurs muscles à fonction d'élévateurs est contenu dans l'hémi-cylindre postéro-dorsal.

La ségrégation du trochanter et du coxa n'est pas encore faite au stade V_4^F lorsque se produit la rotation de 90° de la base de la patte vers la droite de l'embryon (sur nos schémas). On assiste au déplacement correspondant des « masses musculaires », qui sont légèrement tordues en même temps qu'étirées. Les muscles dépresseurs deviennent ventraux et les muscles élévateurs dorsaux. L'apodème trochantéral, ventral, devient légèrement postéro-ventral, et l'apodème dorsal devient antéro-dorsal. Les muscles coxaux fléchisseurs du trochanter sont situés vers le plan sagittal. Dans la patte, ils fonctionnent comme des dépresseurs. S'ils étaient contenus dans la cavité thoracique, ils fonctionneraient comme des adducteurs (fig. 13).

Les muscles coxaux situés près du bord latéral du segment fonctionnent comme des élévateurs. S'ils étaient contenus dans la cavité thoracique, ils seraient des abducteurs. Le troisième muscle dépresseur du trochanter provient de la partie antérieure du diverticule rostral, et ses régions proximales sont situées à la fois dans le coxa et dans le segment thoracique (principalement) : ce muscle (tordu autour de son axe) est à l'origine un muscle

adducteur. Par suite de la rotation de 90° de sa partie distale vers le plan sagittal, il fonctionne plutôt comme un promoteur dont les attaches proximales dans la cavité segmentaire se font sous le sternum, le pleurite et le tergite. Le muscle long du trochanter est un muscle rotateur antérieur contenu dans la cavité coxale (fig. 13).

En réalité, il faut considérer la formation des muscles du trochanter en même temps que celle des muscles thoraciques du coxa, car les deux groupes de muscles ont un développement synchrone.

2° Muscles thoraciques de la patte.

Nous emploierons uniquement la nomenclature de Marquardt (1939) [2].

La reconstruction spatiale de la musculature thoracique de la patte aux stades de plus en plus jeunes est facilement réalisable, depuis l'éclosion de la larve jusqu'au stade embryonnaire VI_3^F (ou V^s), auquel on possède encore quelques points de repères morphologiques précis (voir Scholl, 1969). La réalisation du même travail se révèle excessivement complexe lorsqu'on l'entreprend à partir d'embryons plus jeunes, ce que Scholl n'a pas fait. Il apparaît très difficile de reconnaître les masses musculaires présomptives, surtout lorsqu'elles sont constituées de quelques cellules seulement. En outre, nous avons observé que certains muscles pouvaient se différencier puis disparaître pendant la vie de l'embryon, comme Scholl le signale d'ailleurs.

Cependant, la connaissance de la position des régions apodémales présomptives pendant l'évolution de la patte nous a permis de mener à bien notre travail. Nous ne nous attarderons pas à retracer ici le développement de la musculature thoracique de la patte entre le stade VI_3^F et l'éclosion, puisque nous l'avons déjà fait dans notre travail de 1966 et que Scholl (1969) a également procédé à cette étude. Les renseignements fournis par Scholl concernent essentiellement les embryons des stades VI_3^F à VII_7^F ; nous préciserons seulement certains points que cet auteur n'a pas traités.

— *Stade* VI_8^F (fig. 14) : ce stade correspond à la fin du stade VI de Scholl (nomenclature de Koch). La musculature de la patte est comparable à celle d'une patte de larve à l'éclosion. Signalons que sur notre représentation schématique, les dimensions des muscles sont proportionnées à celles des territoires hypodermiques qui contiennent ces muscles.

— *Stade* VI_4^F : nous représentons tout d'abord une reconstruction de la musculature thoracique de la patte. A ce stade VI_4^F, le subcoxa est déjà très étendu et l'apophyse sternale bien différenciée. Nous avons choisi pour la reconstruction une patte mésothoracique ; apparemment, aucune différence n'est repérable entre les pattes méso- et prothoraciques (fig. 15).

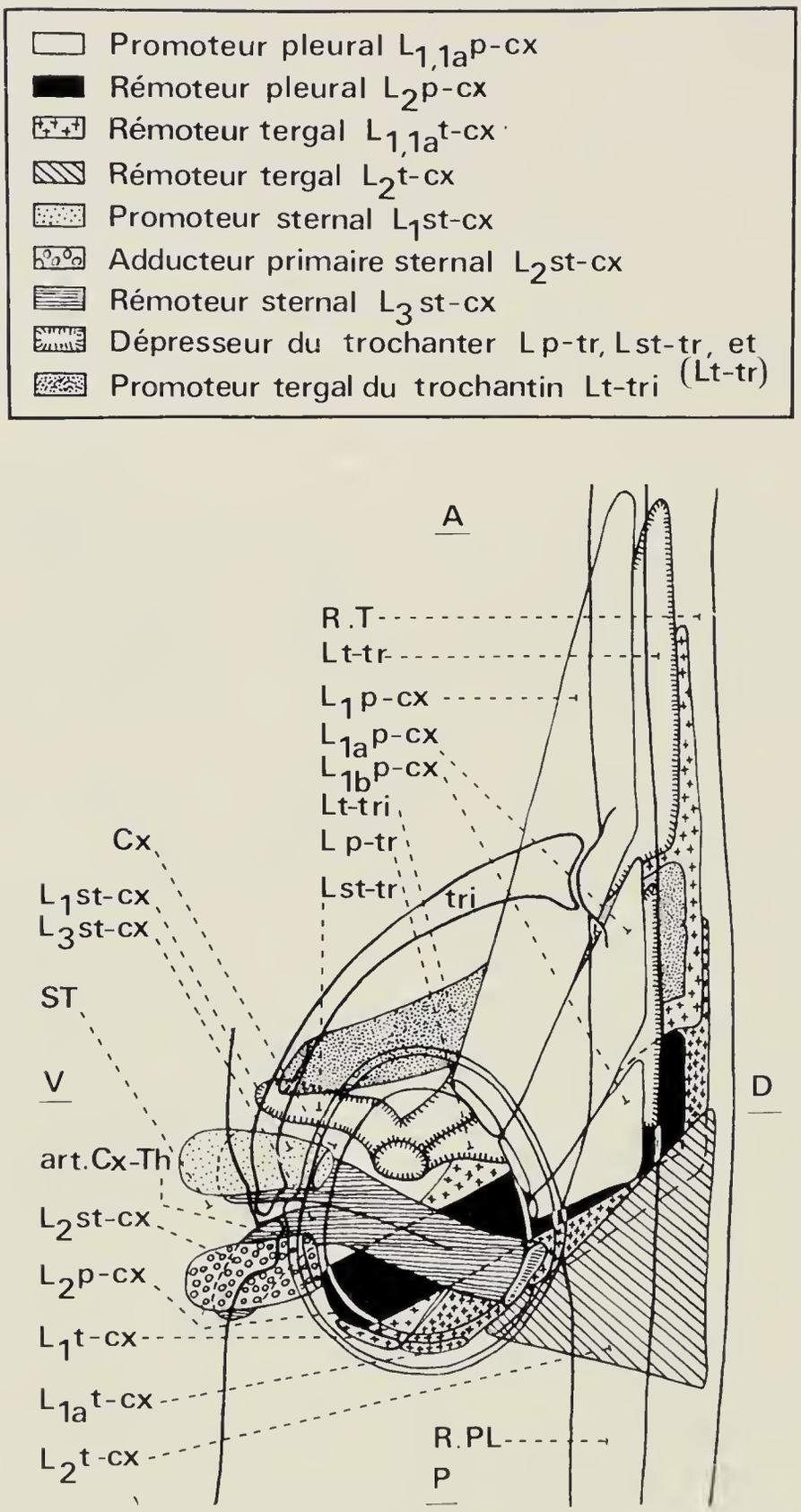

Fig. 14. — Reconstruction schématique de la musculature extrinsèque de la patte mésothoracique gauche d'un embryon au stade VI_8^F. (Muscles thoraciques de la patte : nomenclature de Marquardt.)

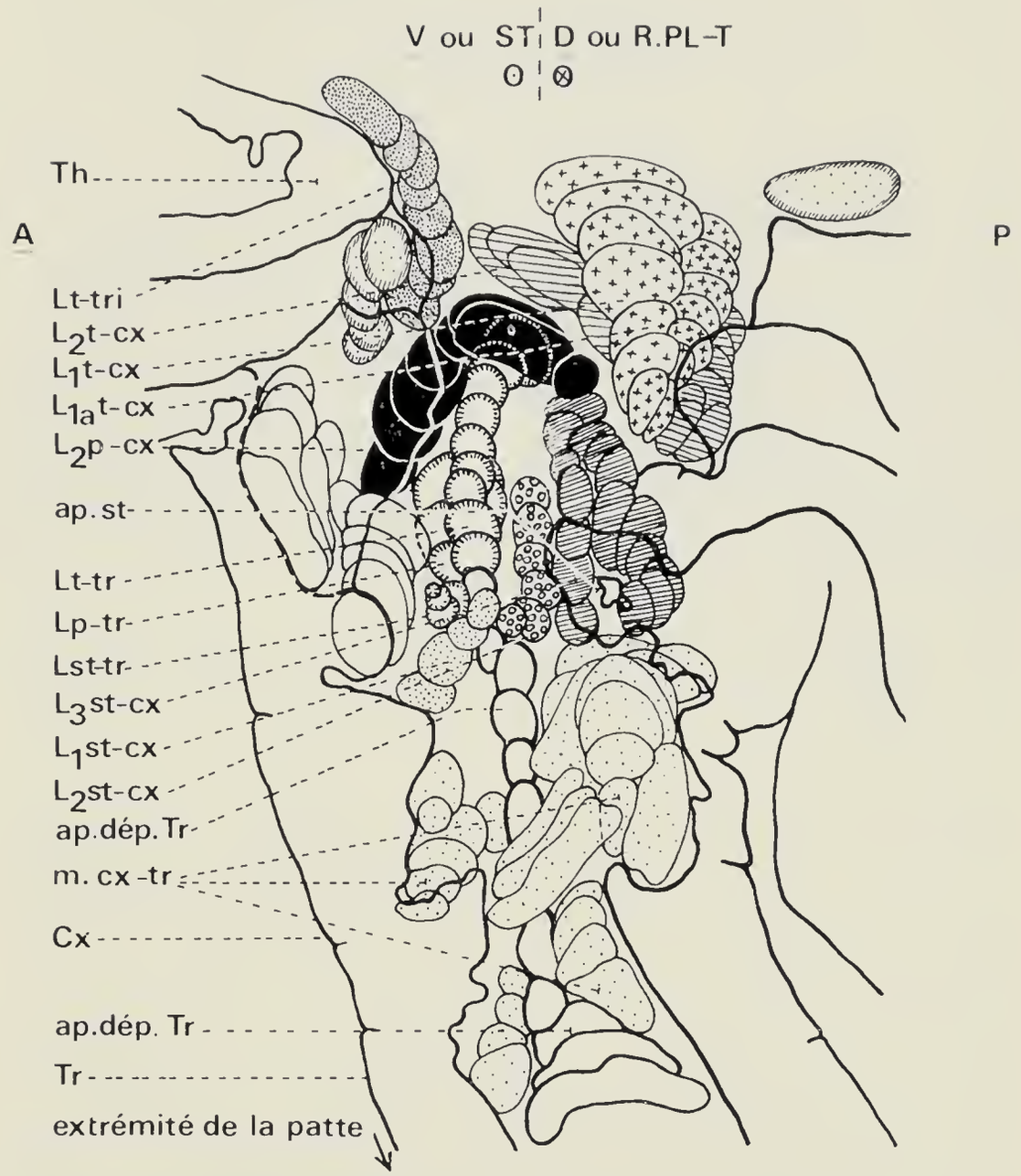

Fig. 15. — Reconstruction de la musculature thoracique de la patte mésothoracique gauche d'un embryon au stade VI_4^F.

Dans une double reconstruction (fig. 16), nous montrons la répartition des diverses masses musculaires et adipeuses. La reconstruction du tissu adipeux aux stades embryonnaires n'a pas été donnée par Scholl. Nous voyons ici que les masses musculaires et adipeuses, prises dans leur ensemble, rappellent bien l'allure de la vésicule coelomique (portion ventrale). D'après nos observations, le tissu adipeux paraît compléter la forme générale de la vésicule coelomique. Nous signalerons que la représentation de la musculature faite par Scholl ne montre pas la relation étroite qui existe entre les muscles du coxa et ceux du trochanter.

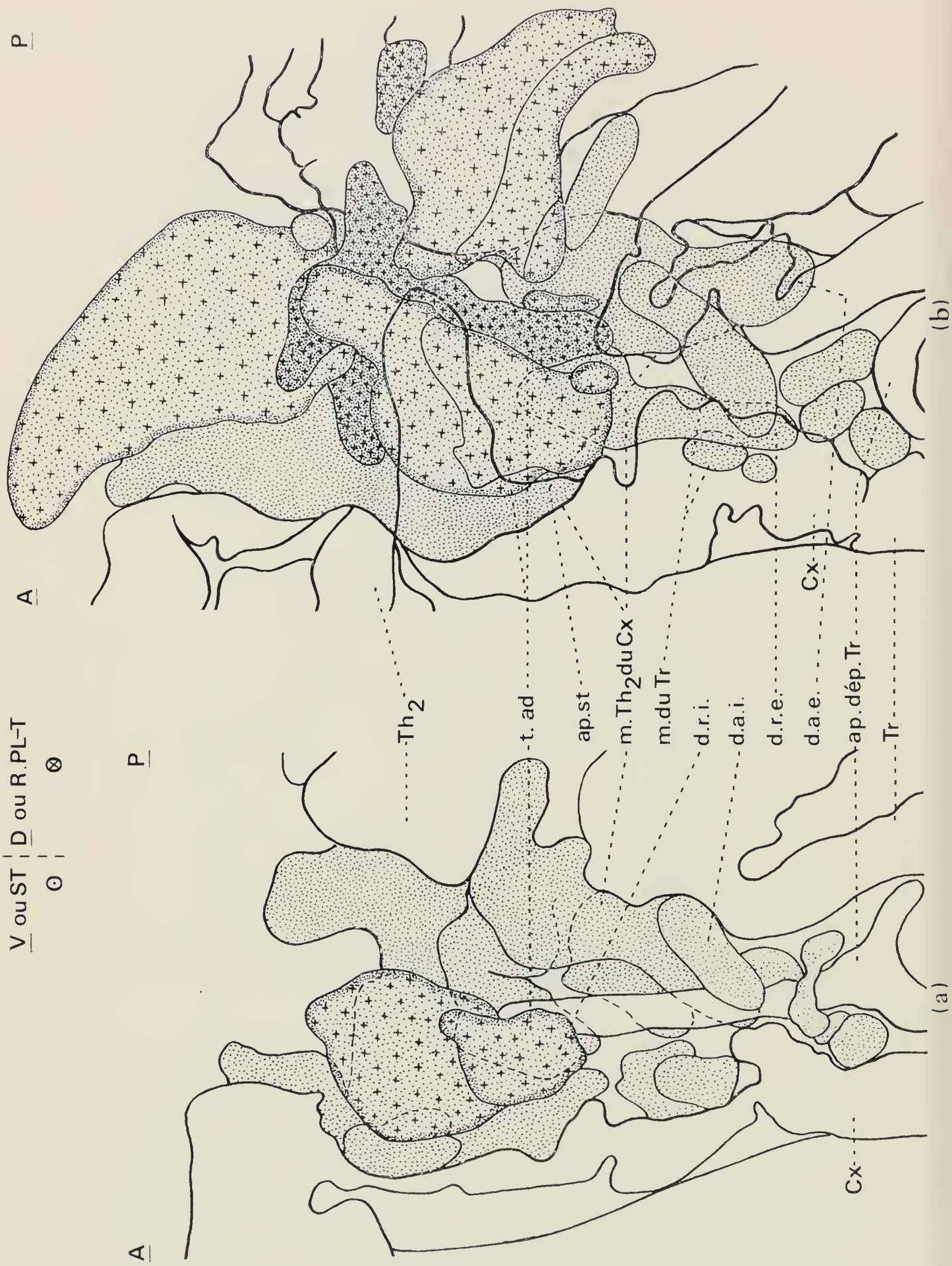

Fig. 16. — Reconstruction de la musculature et des masses adipeuses segmentaires et coxales de la patte mésothoracique gauche d'un embryon au stade VI_4^F. — a, portion ventrale de la patte ; b, portion dorsale de la patte. — (d.r.i., diverticule rostral interne ; d.a.i., diverticule anal interne ; d.r.e., diverticule rostral externe ; d.a.e., diverticule anal externe.)

La double reconstruction (fig. 16) permet de constater que la musculature thoracique de la patte est pratiquement constituée de quatre groupes de masses musculaires et adipeuses. Les quatre groupes de masses musculaires contenues dans le coxa sont pratiquement dans le prolongement des quatre groupes de masses musculaires et adipeuses thoraciques. La disposition des constituants musculaires de la patte dans le thorax montre une analogie avec la subdivision en quatre parties du diverticule ventral. Cette subdivision paraît s'étendre au « corps » de la vésicule coelomique, même lorsque le diverticule ventral s'en est séparé, contrairement à ce que disent Scholl (1969) et Roonwall (1937). La poussée de quatre diverticules nouveaux le prouve (voir § précédent sur la musculature coxale du trochanter), mais aussi le découpage en quatre portions de l'ensemble musculaire thoracique de la patte. Cette disposition des muscles extrinsèques de la patte laisse déjà prévoir que les muscles thoraciques du coxa sont à l'origine des masses musculaires à fonction abductrice et adductrice.

Nous verrons plus loin si les observations faites sur des stades embryonnaires plus jeunes confirment ou infirment cette hypothèse.

— *Stade* VI_2^F : ce stade correspond au stade IV^S-V^S (fig. 17). Les observations effectuées par Scholl semblent peu nombreuses et imprécises ; elles paraissent se limiter au stade VI_2^F, quelques remarques seulement étant faites sur le stade VI_1^F.

Nous retrouvons un schéma de répartition des muscles thoraciques identique à celui que nous décrivions pour le stade VI_4^F. Le corps adipeux est assez important dans la région antérieure du segment thoracique. On remarque, du côté postérieur, la forme de l'apophyse sternale qui s'élève entre le muscle transversal oblique L_2 p-cx et les muscles ventraux $L_{1,2,3}$ st-cx. Scholl observe que le muscle longitudinal du trochantin Lt-tri est proche du promoteur L_1 p-cx. En effet, ces deux muscles ne sont pas très éloignés l'un de l'autre, mais, sur la paroi thoracique, ils présentent des attaches proximales bien distinctes. En outre, le muscle thoracique du trochanter les sépare à ce niveau. Une étude histologique montre que le muscle du trochantin est en partie tordu autour de son axe.

Les rémoteurs $L_{1,1a,2}$ t-cx ne sont pas difficiles à reconnaître, contrairement à ce que dit Scholl. Nous pouvons les représenter de façon distincte.

— *Stade* VI_1^F : nous retrouvons les mêmes données que pour le stade VI_2, contrairement à l'opinion de Scholl pour qui les masses musculaires sont impossibles à séparer. Scholl remarque simplement l'apparition des premières fibres musculaires.

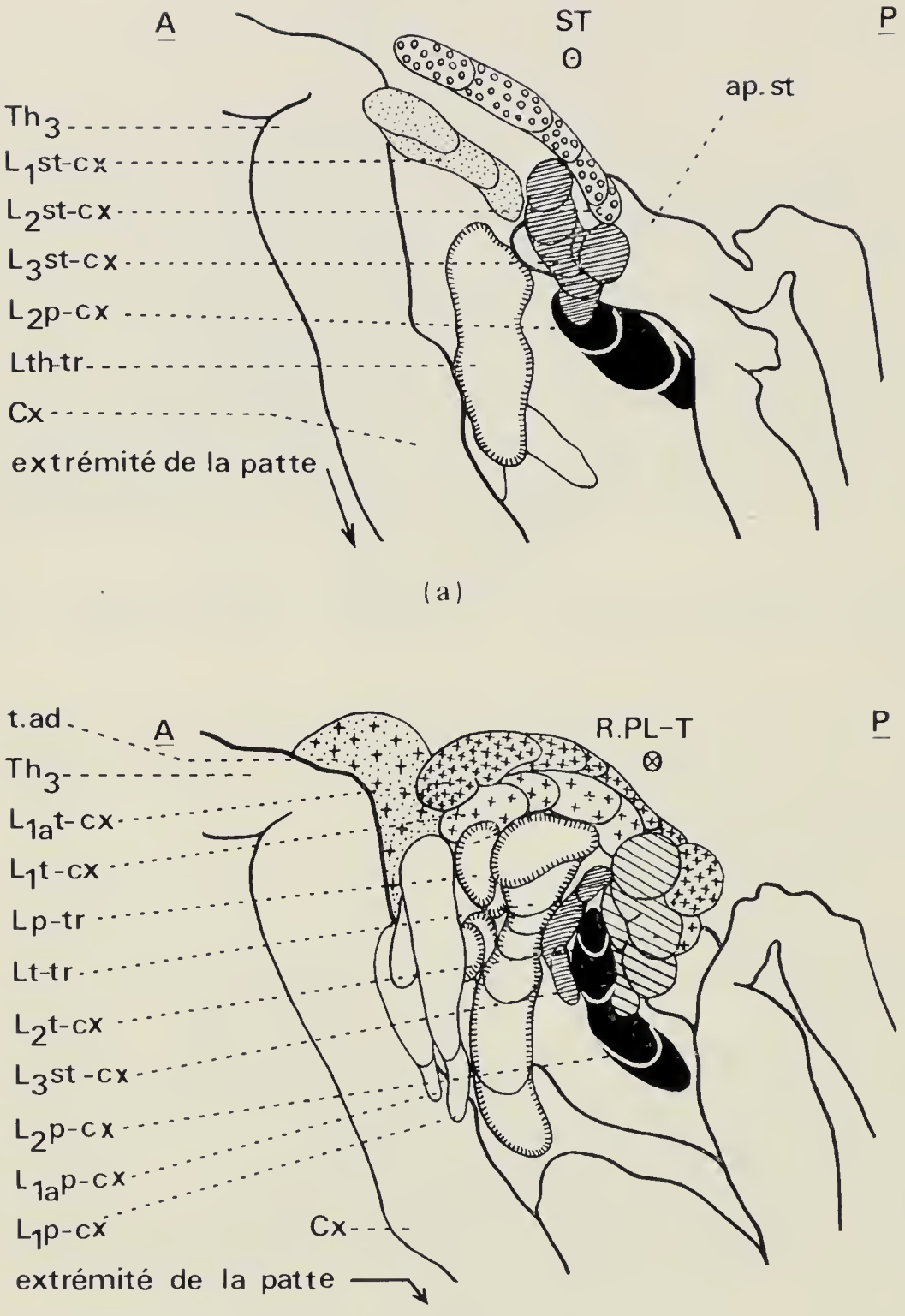

FIG. 17. — Reconstruction de la musculature extrinsèque d'une patte métathoracique droite d'un embryon au stade VI_2^F. — a, portion ventrale de la reconstruction ; b, portion dorsale de la reconstruction.

— *Stade* V_5^F : si l'on coordonne les observations effectuées aux stades VI_2^F-VI_1^F et au stade V_5^F, on constate qu'il est déjà possible de reconnaître les différentes masses musculaires au stade V_5^F. Le principal critère de reconnaissance est le muscle thoracique du trochanter. Nous le repérons encore facilement à ce stade. Les muscles rémoteurs $L_{1,1a,2}$ t-cx sont repérables à leurs formes plus massives. En outre, L_2p-cx et L_3st-cx diffèrent des autres muscles par leur position transversale, le premier est épais et court, le second a une forme de fourche car il est constitué de deux groupes de fibres.

Dans certaines pattes d'embryons au stade V_5^F, il paraît possible de repérer une très légère déviation de la musculature thoracique vers le plan sagittal et en direction antérieure.

— *Stade* V_4^F : comme pour le stade précédent, Scholl ne donne aucune description. Et pourtant, les masses musculaires sont parfaitement reconnaissables. Elles apparaissent liées à celles du trochanter (contenues dans le coxa). La subdivision en quatre groupes de masses musculaires est très visible. Il semble que les muscles soient plus courts (par rapport aux différenciations hypodermiques). En outre, leurs extrémités proximales ne paraissent pas encore attachées aux parois du segment thoracique correspondant.

L'orientation de la musculature à ce stade est légèrement différente de celle que l'on observe aux stades VI_1^F et V_5^F.

La région distale des muscles promoteurs du coxa s'attachait au stade précédent sur la base du coxa. Au stade V_4^F, cette attache se situe du côté dorsal. La région distale des rémoteurs s'attache sur la base du coxa, du côté postérieur. Par rapport au stade précédent, (plus âgé) une légère variation peut être constatée dans l'orientation des insertions proximales des muscles.

— *Stade* V_3^F : (fig. 18). A ce stade, l'ensemble des muscles thoraciques de la patte paraît tourné de 90° vers la droite (du plan sagittal vers le bord latéral du segment) par rapport à ce que l'on observe au stade V_5^F.

La base des diverticules externes et la partie ventro-latérale de la vésicule coelomique qui les prolonge forment les *muscles abducteurs présomptifs*. La base des diverticules internes et la partie médio-ventrale de la vésicule coelomique sous-jacente constituent les muscles *adducteurs présomptifs*.

La partie distale de chacune de ces masses musculaires présomptives est fortement accolée à la base du coxa présomptif, alors que la partie proximale ne fait que toucher la paroi du segment dans la région pleuro-tergale.

Nous avons pu identifier ces masses musculaires grâce au futur muscle moteur du trochanter, contenu dans le segment. Sa position et celle des masses musculaires qui deviendront les promoteurs $L_{1,1^a}$ p-cx et rémoteurs $L_{1,1a,2}$ t-cx nous ont facilité le repérage topographique des autres masses musculaires présomptives.

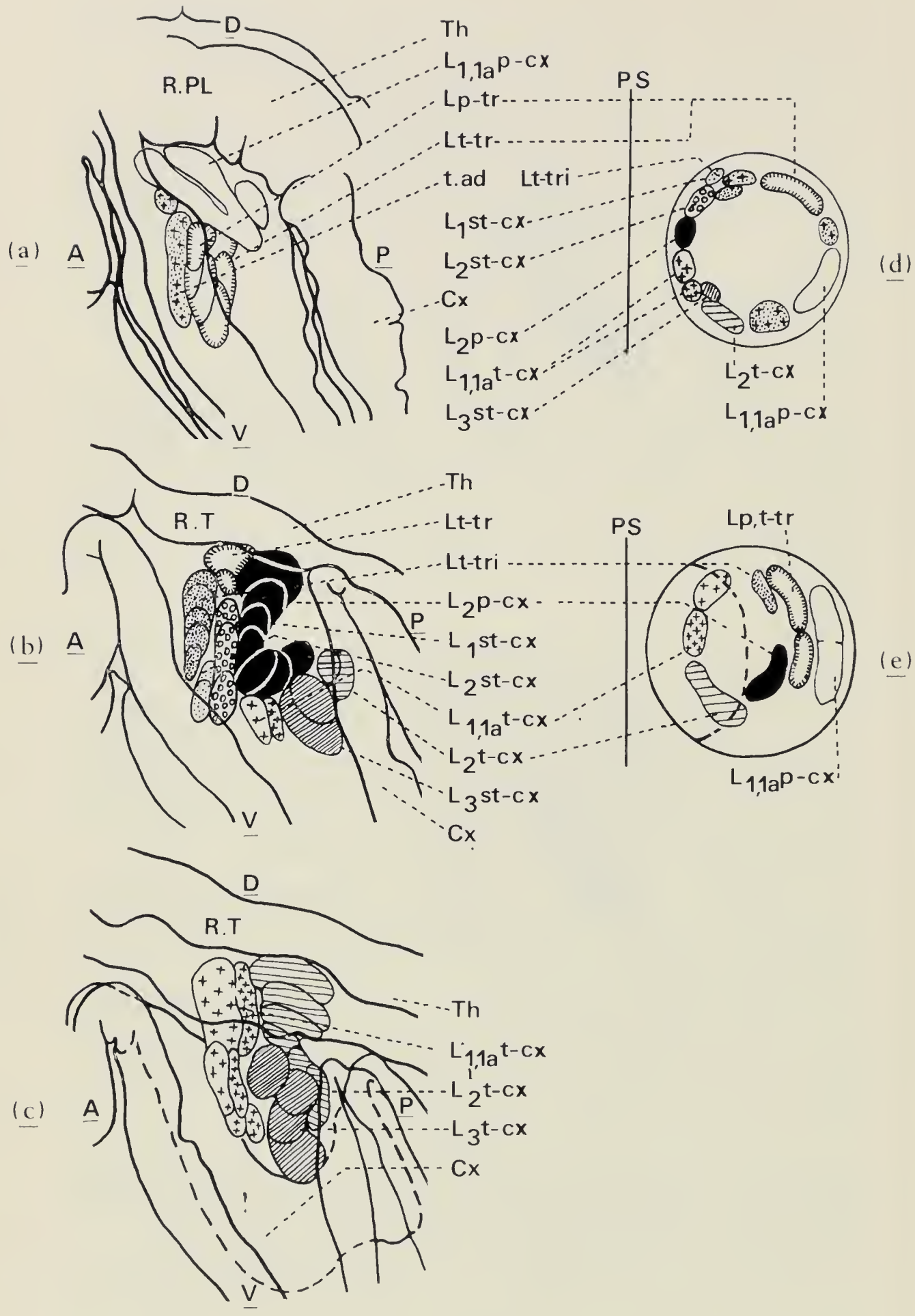

Fig. 18. — Reconstruction de la musculature extrinsèque d'une patte mésothoracique gauche au stade V_3^F. — a, b, c, portions dorsale, moyenne et ventrale de la reconstruction ; d, insertions des muscles thoraciques sur la base du coxa ; e, insertions des muscles thoraciques sur la paroi pleuro-tergale du segment.

Nous donnons ici (fig. 18) une reconstruction de la musculature présomptive et, à côté, une coupe schématique permettant de situer les régions proximales et distales des ébauches de muscles par rapport à la base du coxa présomptif et au plan sagittal du segment correspondant. Au stade V_3^F, les flancs du segment sont peu étendus et la longueur des futurs muscles est faible.

Les régions pleurale et tergale ne sont pas délimitées sur les montages *in toto ;* elles sont encore réunies en un territoire que l'on peut dénommer « pleuro-tergal ». Aucun subcoxa n'est décelable.

Nous n'avons pas trouvé la moindre observation relative à ce stade V_3^F dans la mémoire de Scholl.

a) Nous shématisons sur la figure 19 (*) la position des extrémités distales des territoires musculaires présomptifs, c'est-à-dire les zones qui plus tard s'attacheront à la base du coxa lorsque cet article aura effectué sa ségrégation. Nous avons conservé les noms des masses musculaires pour dénommer ces territoires (**). Rappelons encore une fois qu'au stade V_3^F toutes les masses musculaires situées du côté dorsal sont des masses abductives présomptives ; celles situées du côté ventral sont toutes adductrices présomptives.

Considérons la base de la patte comme un anneau circulaire (voir p. 7). Dans le quart de circonférence antéro-ventral, et de la région antérieure vers la région ventrale, on distingue les régions distales des masses musculaires présomptives suivantes (fig. 18 et 19) : adducteur primaire sternal L_2 st-cx, rémoteur pleural L_2 p-cx, et rémoteur tergal L_1 t-cx. Dans le quart de circonférence postéro-ventral, et de la région ventrale vers la région postérieure, nous voyons les futurs rémoteurs sternal L_3 st-cx et tergal L_2 t-cx. Dans le quart de circonférence postéro-dorsal, et de la région postérieure vers la région dorsale, nous avons les promoteurs présomptifs pleuraux $L_{1,1a}$ p-cx. Enfin, dans le quart de circonférence antéro-dorsal, et de la région dorsale vers la région antérieure, sont visibles le futur promoteur sternal L_1 st-cx et, en dehors de la marge basale du coxa présomptif, le futur promoteur tergal du trochantin Lt-tri (lorsqu'il s'agit des pattes pro et mésothoraciques).

La masse musculaire présomptive et composite du trochanter (Lst-tr, Lt-tr et Lp-tr) pénètre dans le segment thoracique au niveau du quart de circonférence antéro-dorsal. Elle montre bien ainsi sa provenance dorsale en tant que muscle abducteur.

La marge basale du coxa a été dessinée en pointillés puisqu'elle n'est pas encore délimitée. Le découpage de la vésicule coelomique en territoires musculaires présomptifs nous incite à penser que les

---

(*) Comparer avec la figure 18 (reconstruction de patte au stade V_3^F).

(**) Les termes « rémoteur » et « promoteur », que nous utilisons plus loin, servent uniquement à des fins descriptives pratiques et non pas à définir la *véritable* fonction des muscles.

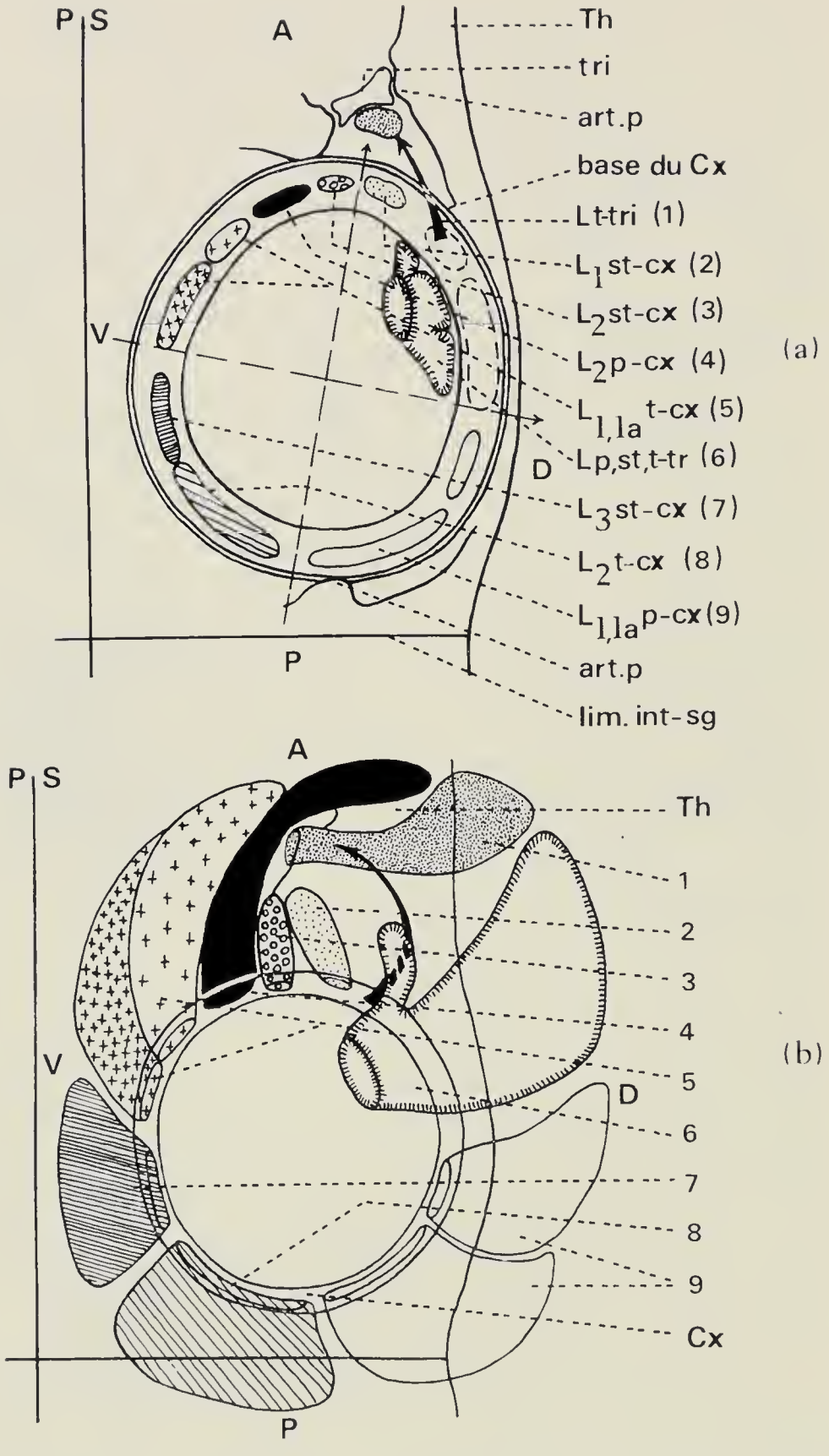

Fig. 19. — Diagrammes représentant la musculature extrinsèque d'une patte mésothoracique gauche, au début du stade V_3^F. — a, insertions des muscles sur la base du coxa ; b, développement schématique des masses musculaires thoraciques du coxa.

limites proximales des territoires coxaux sont déjà déterminées. Nos recherches expérimentales nous ont permis de constater que les zones apodémales présomptives régisaient la ségrégation des masses musculaires présomptives. Bien que le trochanter et le coxa se délimitent successivement aux stades V_5^F et VI_1^F, ces deux articles proximaux sont déjà déterminés au stade V_3^F, soit deux jours avant leur apparition.

En outre, le subcoxa n'apparaît pas avant le stade VI_2^F environ. Si l'on suppose que ce territoire est préfiguré, il ne peut guère l'être qu'au stade V_5^F, lorsque les masses musculaires correspondant aux ébauches de ces muscles moteurs fixent à la paroi ectodermique leurs régions proximales. L'existence du subcoxa dépendrait donc de l'apparition de la constriction coxo-thoracique et de la détermination d'un anneau de zones apodémales présomptives à la base du coxa. Les régions proximales des masses musculaires du coxa s'attacheront sur un territoire hypodermique appartenant au segment (ou au subcoxa) tout comme le font les masses musculaires à l'intérieur d'un article. Le subcoxa serait comparable à la paroi aux ébauches de ses muscles moteurs fixent à la paroi ectodermique proximale d'un article de la patte contenant les muscles moteurs qui font se mouvoir l'article qui lui est directement distal. En résumé, rien ne s'oppose à la conception d'un article subcoxal incorporé à la paroi du corps.

b) *Position des territoires musculaires présomptifs par rapport au segment et orientation de leurs extrémités proximales :*

Au départ (stade V_3^F), les surfaces proximales d'accrochage des masses musculaires présomptives du coxa (contenues dans le segment thoracique) sont presque réparties en cercle. Les étirements et les torsions ultérieures des masses musculaires proviennent de plusieurs phénomènes. L'accroissement de la région antérieure du segment thoracique, et plus spécialement celle du territoire pré-appendiculaire, amène la rotation de 90° de la base de la patte. En même temps, la base de l'appendice est repoussée vers l'arrière ; le territoire pré-appendiculaire s'étire dans la région ventrale du segment. Ce mouvement d'extension de la région antérieure du segment se poursuit pendant une grande partie du développement embryonnaire, ce qui justifie l'intérêt que lui accorde Scholl.

L'invagination de l'apophyse sternale peut éventuellement accentuer le mouvement rotatoire de la base de la patte. Nos figures 18 et 20 a indiquent au stade V_3F la position initiale des extrémités proximales des masses musculaires présomptives dans le segment. Les schémas que nous donnons (fig. 20 a, b, c et d) montrent l'importance des déplacements que subissent certaines de ces extrémités proximales. Les déplacements les plus caractéristiques sont ceux des muscles Lt-tri et L_2p-cx.

Nous avons essayé de déceler l'origine de la musculature de

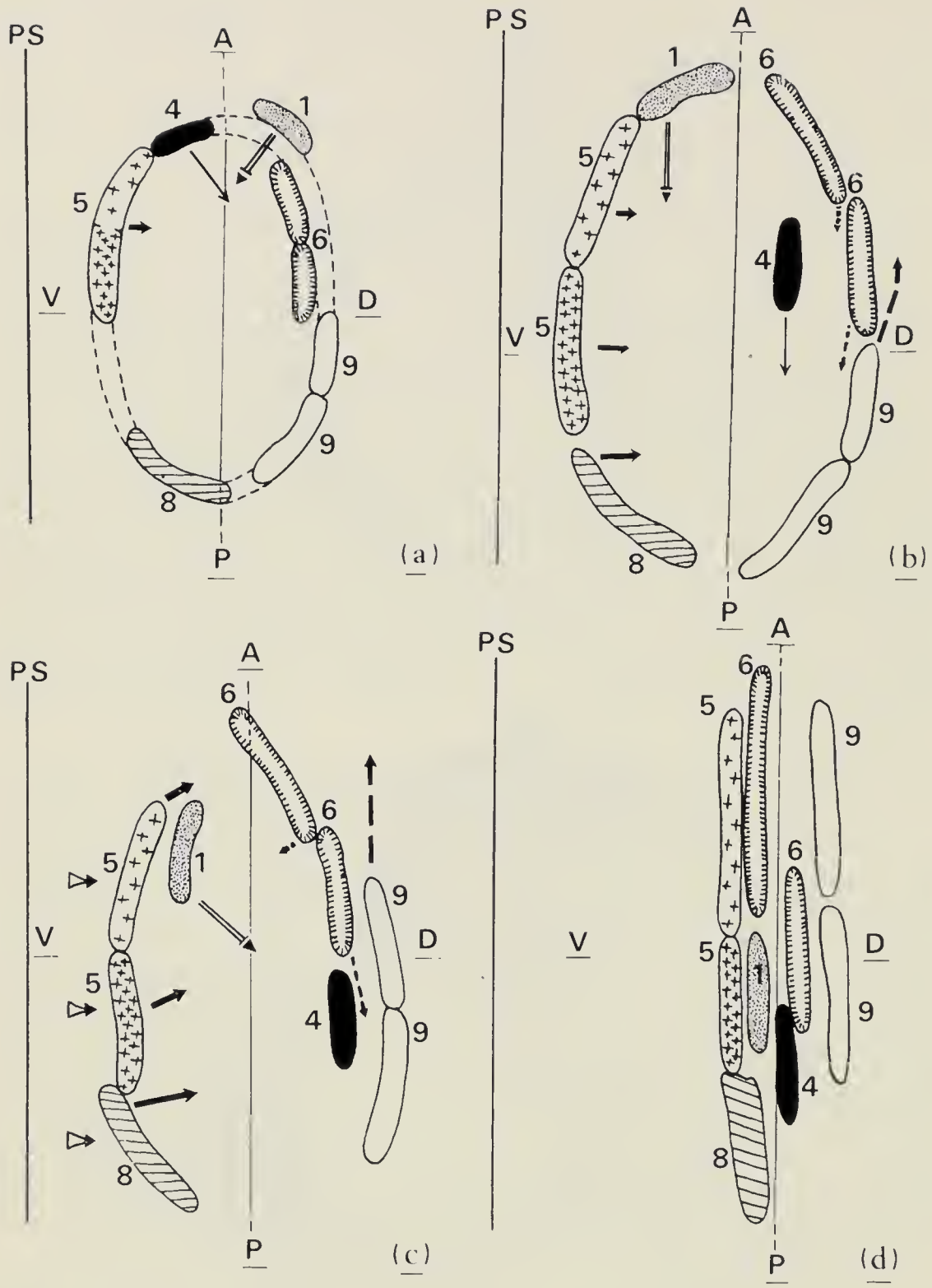

Fig. 20. — Positions des régions proximales des masses musculaires thoraciques du coxa par rapport au plan sagittal, pour une patte gauche. — a, au stade $(V_2\text{-}V_3)^F$, avant la rotation de la base du coxa sur le segment ; b, au stade $V_4{}^F$ pendant la rotation de la base du coxa ; c, au stade $V_5{}^F$ à la fin de la rotation de la base du coxa ; d, au stade $(V_5\text{-}VI_1)^F$, une fois que le coxa a tourné de 90° dans le sens inverse des aiguilles d'une montre.

la base de la patte jusqu'au stade encore plus précoce de la vésicule coelomique. Chez certains embryons du stade V_3^F, la séparation des masses musculaires présomptives n'est pas très nette et l'ensemble de ces masses constitue, avec le tissu adipeux, une vésicule coelomique à peu près typique.

Nous donnons ici (fig. 21) une représentation très schématique des masses musculaires présomptives : la vue verticale précise assez nettement leur positions.

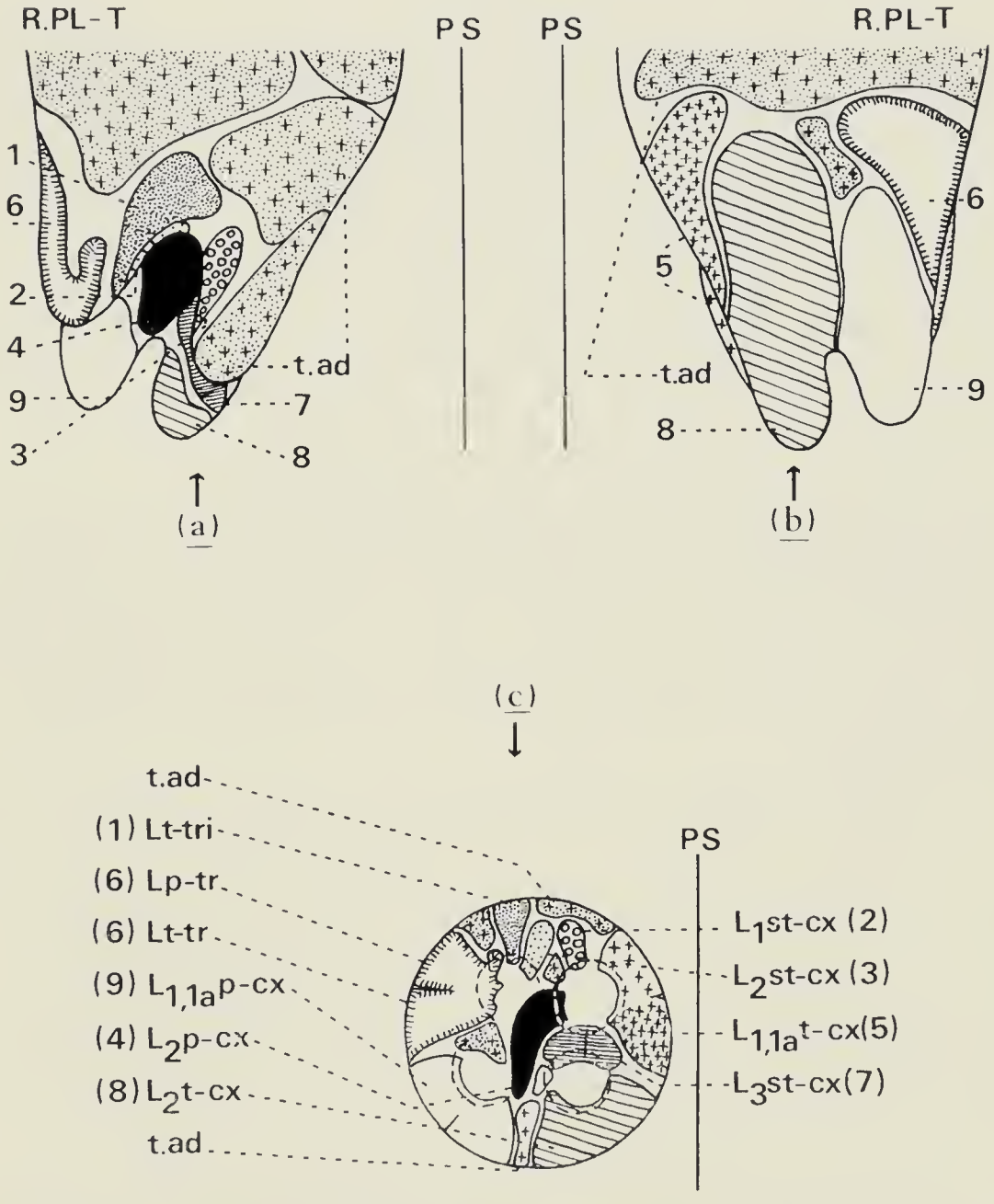

Fig. 21. — Tentative de reconstitution schématique de la portion ventrale de la vésicule coelomique d'un demi-segment thoracique droit pour un embryon au stade $(V_2\text{-}V_3)^F$ (seules les masses musculaires présomptives de la patte correspondante et les masses adipeuses sont représentées). — a, b, vues antéro-ventrale et antéro-dorsale ; c, vue ventrale.

Comparons les résultats de nos observations avec les idées de Scholl (1969) en ce qui concerne les positions des masses musculaires à l'origine de leur formation (fig. 18, 19 et 20).

— *Muscle long du trochanter* (*) : Lp-tr et Lt-tr. Composé de deux groupes de fibres, il est plaqué antéro-postérieurement contre les promoteurs pleuraux $L_{1,1a}$ p-cx, au stade VI_1^F. Au stade V_3^F, la région proximale du muscle trochantéral est légèrement plus en avant que la région proximale des muscles pleuraux. Ce muscle trochantéral est antéro-dorsal. Nous rejoignons l'opinion de Scholl à ce sujet.

— *Muscle trochantinal :* Lt-tri. D'après Scholl, il proviendrait de la subdivision primaire d'une masse musculaire présomptive. Cette séparation en deux parties conduirait à la construction du muscle trochantinal et du promoteur L_1p-cx. Nos observations sur l'évolution de ces deux muscles montrent qu'à un stade embryonnaire jeune (que Scholl n'a pas étudié) le muscle trochantinal et le promoteur L_1p-cx sont séparés par le muscle trochantéral.

— *Muscles rémoteurs :* $L_{1,1a,2}$ t-cx, ou dvm_6 de Weber. D'après Scholl, la reconnaissance de chacune de ces masses musculaires n'est possible qu'à un stade avancé. En outre, les « origines » (régions proximales) de ces muscles seraient subcoxales.

Comme le montrent nos figures, ces trois muscles sont parfaitement repérables à l'état présomptif (stade V_3^F). A ce stade, le subcoxa n'est pas encore apparu et les régions pleurale et tergale sont assez difficiles à séparer l'une de l'autre. Pourtant, nous repérons les muscles rémoteurs. Leur accrochage distal se fait en premier, sur la marge basale du coxa présomptif ; leur accrochage proximal se fait ensuite, sur la paroi interne du segment correspondant.

— *Muscle sternal :* L_1st-cx, promoteur sternal au stade VI_1^F, est un abducteur à l'état présomptif (stade V_3^F). Il ne peut en aucun cas avoir alors une attache proximale dans le plan sagittal, contrairement aux déductions faites par Scholl. Après la rotation de 90°, L_1 st-cx présomptif se trouve placé perpendiculairement au plan sagittal, et son attache proximale sur la paroi du segment se fait bien dans le plan sagittal. Cette dernière observation corrobore alors celle de Scholl, tirée d'études portant sur des embryons au stade VI^s, soit au stade VI_6^F de notre échelle.

— *Adducteur primaire :* L_2 st-cx. Ce muscle est le seul muscle thoracique de la patte qui conserve sa fonction originelle. Au stade V_3^F, on trouve son attache distale sur la base du coxa présomptif dans la région *antéro-ventrale*. Lorsque la rotation de 90° s'est

(*) Ce muscle comporte aussi un troisième groupe de fibres, Lst-tr ; (voir pages précédentes).

effectuée, la région distale de l'adducteur primaire est devenue *postéro-ventrale*. La région proximale de ce muscle est toujours ventrale, et dans le plan sagittal ; L_2st-cx reste constamment un *vrai* adducteur.

— *Muscle promoteur pleural :* L_2 p-cx. Scholl décrit ce muscle comme étant un muscle subcoxo-coxal postérieur. En fait ceci paraît plausible si l'on se réfère aux observations effectuées sur des embryons du stade VI_3^F : ce promoteur s'attache alors sur la marge basale du coxa dans la région postéro-ventrale, près du plan sagittal. L_2 p-cx est un muscle transversal oblique et s'allonge de l'arrière (point d'attache distal, sur le coxa) vers l'avant (point d'attache proximal, sur la paroi thoracique). Au stade V_3^F, ce muscle est orienté différemment. Son insertion sur la marge de la base du coxa y est située dans la région antéro-ventrale. Il s'allonge transversalement, près de la région antérieure de la base de la patte. S'il conservait sa région proximale dans la partie ventrale du segment, ce muscle pleural serait un *vrai* adducteur comme le muscle L_2 st-cx. Mais il s'attache par la suite à la paroi pleurale antérieure. Cependant, si l'on considère uniquement sa région distale, c'est tout de même un adducteur.

RESUME ET CONCLUSIONS

Les résultats que nous avons exposés dans ce travail ont été donnés en vue d'apporter le maximum de précisions en ce qui concerne les emplacements et l'orientation des masses musculaires de la patte, même à l'état présomptif, pendant le développement embryonnaire.

Dans une première partie, nous avons abordé l'étude de l'hypoderme et les formations squelettiques ont particulièrement retenu notre attention. Nous avons décrit la construction des zones d'articulations. Condyle et apophyse articulaire résultent d'un processus morphogénétique à peu près identique à celui qui est indiqué par Weber (1952).

Nous avons défini l'orientation des zones apodémales et des zones d'articulations, à l'état présomptif.

Ces éléments hypodermiques se trouvent orientés perpendiculairement à leur position initiale lorsqu'au stade V_4^F la base de la patte a subi une rotation de 90°, dans le sens inverse des aiguilles d'une montre pour une patte du côté gauche lorsqu'on regarde la face ventrale de l'embryon. Les régions antérieure et postérieure de la patte deviennent respectivement ventrale et dorsale.

La croissance de la région antérieure du segment en direction du plan sagittal semble être le facteur principal de cette rotation. La rotation de 90° de la base de la patte amène la formation d'un sclérite, le trochantin.

Le sternum thoracique est une formation paire qui subit des

remaniements profonds par suite de la formation de la furca. L'invagination de l'apophyse sternale (ou « furca ») n'est pas comparable à celle des apophyses articulaires de la patte. La première est une formation intrasegmentaire nette qui rappelle, en plus important, l'ébauche d'un stigmate. Le modelage d'une articulation est plus complexe (Weber, 1952) et la formation de l'apophyse articulaire se produit à la limite interarticulaire. L'invagination de l'apophyse sternale débute au stade V_5^F. Le sternum et le pleurite sont délimités précocement, et l'on peut assimiler la région ventrale du pleurite à une partie du futur subcoxa. Ce territoire est englobé avec une partie du territoire sternal dans l'invagination furcale.

La rotation de la base du coxa entraîne des modifications importantes dans l'orientation et l'évolution de la musculature coxale et thoracique de la patte. Quatre nouveaux diverticules coelomiques s'invaginent dans le coxa alors que le diverticule ventral s'est à peine séparé de la vésicule (stade V_2^F). Les extrémités de ces diverticules se subdiviseront précocement (stade V_3^F) pour donner la musculature coxale du trochanter. Les masses musculaires présomptives subiront passivement la rotation de la base de la patte. Elles constitueront deux groupes distincts et antagonistes de fibres motrices. Leur fonction sera celle de muscles dépresseurs pour le groupe antéro-ventral (devenu ventral) et de muscles élévateurs pour le groupe postéro-dorsal (devenu dorsal).

La musculature thoracique de la patte est formée au stade V_3^F. Elle est, alors, à peine détachée de la musculature coxale du trochanter. En fait, la formation de ces deux musculatures est synchrone. Elle tend à prouver que les articles proximaux de la patte sont déjà préfigurés (*i.e.* : déterminés) à ce stade, bien antérieur à celui de leur apparition. Au stade V_3^F, les masses musculaires présomptives se répartissent de la manière suivante : la portion antéro-dorsale de la vésicule coelomique fournit, de la région antérieure vers la région dorsale, L_1st-cx (promoteur sternal), le promoteur tergal du trochantin ou Lt-tri, et le muscle long du trochanter composé de Lst-tr, Lp-tr et Lt-tr. La portion dorso-postérieure de la vésicule coelomique donne les promoteurs pleuraux $L_{1,\ 1a,\ 1b}$p-cx. Les rémoteurs, sternal (L_3st-cx) et tergal (L_2t-cx), proviennent de la portion postéro-ventrale. L'adducteur primaire sternal (L_2st-cx) et les rémoteurs pleural et tergal L_2p-cx et $L_{1,\ 1a}$t-cx découlent d'une subdivision de la portion antéro-ventrale de la vésicule coelomique. Toute la vésicule coelomique n'est pas concernée par ces subdivisions : seule la partie ventrale donne les muscles ventraux de la patte.

Au stade V_5^F, les régions distales des masses musculaires sont déplacées à 90° de leur position d'origine. Nous observons alors chez l'embryon le schéma de répartition des masses musculaires

thoraciques de la patte que Marquardt (1939) a décrit pour la larve.

Les déplacements des régions proximales de ces masses musculaires résultent de processus plus complexes, dont la formation du subcoxa, l'invagination de l'apophyse sternale et la croissance du bourrelet antérieur du segment thoracique paraissent être les principaux responsables. Scholl ayant donné beaucoup d'indications sur ce sujet, nous avons seulement apporté quelques renseignements complémentaires. Ils concernent plus spécialement les jeunes stades qui précèdent VI_3^F. Nous constatons que les régions proximales de certains muscles subissent des migrations importantes. C'est le cas du promoteur tergal du trochantin et du promateur pleural du coxa.

Nous avons joint à notre mémoire les reconstructions spatiales de la musculature extrinsèque de la patte pendant les stades embryonnaires suivants (échelle de Fournier [1964]) : V_3, VI_2, VI_4 et VI_8.

Les stades antérieurs au stade VI_3 n'avaient pas été étudiés par Scholl.

Nous avons examiné la position du tissu adipeux par rapport à celle des masses musculaires, aux stades V_3^F et VI_4^F. Au stade V_3^F, on constate que ces deux constituants mésodermiques pris dans leur ensemble reconstruisent en totalité la portion ventrale de la vésicule coelomique correspondante. Cet aspect est encore conservé au stade VI_4^F, mais de façon plus approximative, car le tissu adipeux s'est beaucoup accru.

Les observations recueillies au stade V_3^F montrent que l'ensemble des masses musculaires provient d'un découpage de la portion ventrale de la vésicule coelomique en quatre zones.

Notre travail descriptif a été abordé, bien avant la publication du mémoire de Scholl, afin de posséder des renseignements directement utilisables pour notre travail expérimental sur la morphogenèse embryonnaire de la patte. Nous apportons ici des données nouvelles sur l'évolution des différenciations squelettiques et sur celle de la musculature intrinsèque de la patte.

Nous avons mis en évidence et étudié un phénomène de rotation de la base de la patte embryonnaire, qui n'avait pas encore été décrit chez *Carausius*. La rotation est de l'ordre de 90° et s'effectue dans le sens inverse des aiguilles d'une montre pour une patte du côté gauche. Les conséquences de ce déplacement sont assez importantes puisqu'elles entraînent des modifications notables dans l'orientation des masses musculaires présomptives et par suite dans la détermination de la fonction définitive de ces muscles.

Scholl a observé l'évolution du prothorax alors que notre travail a porté sur l'ensemble des appendices thoraciques et du thorax. En outre, cet auteur n'a pas fait remonter son étude de

l'hypoderme et de la musculature du segment thoracique jusqu'au stade où s'effectue la ségrégation des masses musculaires présomptives. Scholl fournit trop peu de renseignements sur les embryons des stades VI_1^F (30 jours) et VI_2^F (31-32 jours) pour que l'on puisse aboutir à des conclusions valides sur l'origine des masses musculaires de la patte.

Nous avons fait remonter notre étude personnelle jusqu'au stade V_3^F, auquel nous avons réalisé une reconstruction de la musculature thoracique de la patte, puisque les masses musculaires présomptives sont déjà bien découpées.

D'après Scholl, la furca interviendrait dans la ségrégation musculaire. Or, nous avons découvert que l'apophyse sternale apparaît au stade V_5^F. Sa formation se fait donc plus précocement que ne le décrit Scholl. L'apophyse sternale n'est pas comparable à un apodème. Nos résultats expérimentaux (1968) nous ont permis de constater que les zones apodémales présomptives régissent la ségrégation des masses musculaires présomptives. Au moment de leur apparition, ces masses musculaires présomptives ont leurs régions distales fortement accolées à la marge basale du coxa présomptif, alors que les régions proximales ne montrent pas d'attaches sur la paroi interne du segment correspondant. De plus, les régions proximales des masses musculaires qui s'attachent sur l'apophyse sternale se trouvent, au stade V_3^F, très éloignées de la zone du segment où s'invagine l'apophyse. A ce stade, la masse musculaire dont la fonction ultérieure sera celle d'un rémoteur (L_2t-cx) est celle qui paraît la plus proche du territoire d'apophyse sternale (en supposant que celui-ci soit déjà déterminé). Mais la région proximale de ce futur rémoteur ne s'attache jamais sur l'apophyse. Cette dernière recevra les attaches proximales du futur muscle sternal L_3st-cx lorsque la rotation de 90° de la base de la patte aura entraîné le déplacement concomitant de ce groupe musculaire de la région ventrale vers la région postérieure. Nous pouvons donc en conclure que la ségrégation du groupe sternal L_3st-cx est indépendante de l'invagination furcale. Au stade V_3^F, les positions que les muscles transversaux propres au segment occupent par rapport au point d'invagination de l'apophyse sternale, nous mènent à la même conclusion pour ces muscles.

La ségrégation des masses musculaires présomptives du coxa (contenues dans le segment) est identique à celle qui se produit dans la patte. Il s'agit d'un phénomène de type général, que nous avons étudié expérimentalement.

Existe-t-il une musculature sternale *vraie* ? Alors que la théorie de Weber s'y oppose, celle de Scholl paraît le confirmer, mais les conceptions de ces deux auteurs reposent sur les observations des seules insertions proximales des muscles et sur l'examen des territoires subcoxaux à des stades trop tardifs.

En revanche, nos résultats, qui portent à la fois sur les positions des régions distales et proximales des muscles et sur l'étude d'embryons à des stades beaucoup plus précoces, nous permettent de dire qu'il existe de *vrais* muscles sternaux. L'adducteur sternal primaire L_2st-cx nous paraît correspondre à la définition d'un vrai muscle sternal. Les muscles transversaux situés sous la face ventrale du segment, et qui n'appartiennent pas à la patte, nous paraissent être également des muscles sternaux. L_2st-cx, adducteur à l'origine, reste adducteur après la rotation de 90° de la base de la patte.

Scholl pense que L_1st-cx est à l'origine un vrai muscle sternal. Nos observations nous montrent qu'au contraire ce muscle a une fonction abductrice au moment de sa ségrégation (début du stade V_3^F). Par la rotation de 90° de la base du coxa, il devient un muscle promoteur sternal, avec une véritable attache sternale, tout comme L_2st-cx, ce qui permet de le confondre, au stade VI_1^F, avec un vrai muscle sternal.

Le muscle trochantinal Lt-tri est absent du métathorax. Une observation histologique minutieuse nous a permis de remarquer que cette ébauche musculaire effectuait tout de même sa ségrégation dans le métathorax au stade V_3^F. Ce territoire mésodermique assez court paraît très vite se déplacer vers la région intersegmentaire méso-métathoracique. Peut-être pourrait-il fournir un des éléments de la musculature transversale intersegmentaire ?

Nous avons observé que la région pleuro-tergale antérieure du segment porteur de pattes subit une croissance démesurée. Ce phénomène entraîne l'étirement plus ou moins prononcé des muscles promoteurs et rémoteurs de la patte, ainsi que leur torsion. Chez les jeunes embryons au stade V_3^F, les masses musculaires présomptives du coxa (contenues dans le segment) ne sont pratiquement pas tordues. Très vite, les régions proximales de certains muscles vont se déplacer le long de la paroi du segment correspondant alors que les régions distales de ces muscles ne semblent pas bouger. Nous avons étudié les déplacements de ces masses musculaires dans la mesure du possible, car leur reconnaissance dans les coupes histologiques pose d'énormes difficultés. Les muscles présomptifs trochantinal Lt-tri et promoteur pleural L_2p-cx montrent notamment un déplacement important de la position de leurs régions proximales. Par la suite, au stade V^F_4, une rotation de 90° de la base du coxa paraît agir dans le déplacement de ces futurs muscles. On constate un glissement vers l'arrière des régions proximales des muscles rémoteurs présomptifs alors que les régions proximales des muscles promoteurs présomptifs se dirigent légèrement vers l'avant. Et, au stade V_5^F, lorsque débute l'invagination de l'apophyse sternale, on observe que les régions proximales de tous les muscles sont rapprochées les unes des autres.

Au stade V_5^F, les masses musculaires ont donc leurs régions proximales contre la paroi du segment correspondant, sur laquelle elles s'attachent. Ainsi peut-on définir les emplacements présomptifs des futurs sclérites subcoxaux. A partir du stade VI_3^F, Scholl ne fait que décrire les déplacements des sclérites subcoxaux, lesquels entraînent les déplacements concomitants des régions proximales des masses musculaires.

L'ensemble de nos résultats montre l'importance de l'étude des embryons à des stades précoces, lorsque les masses musculaires effectuent leur ségrégation et que leurs régions distales et proximales se mettent en place.

C'est ainsi que nous avons mis en évidence la subdivision précoce en quatre parties des éléments mésodermiques qui donneront la musculature de la patte, contrairement aux données de Roonwall (1939) et Scholl (1969).

En 1966, nous avons démontré que le diverticule mésodermique ventral se subdivisait en quatre portions, et qu'il apparaissait quatre nouveaux diverticules mésodermiques à la base de la patte, comme le signale Wiesmann (1926). Depuis, nous avons étudié l'évolution de ces quatre diverticules et nous avons pu constater qu'ils donnaient quatre groupes de muscles coxaux. De plus, les masses musculaires thoraciques du coxa peuvent être classées en quatre groupes distincts, dont les régions proximales sont dans le prolongement des quatre diverticules coxaux. La disposition des éléments mésodermiques de la patte en quatre parties est indubitable.

Nos résultats sont fondés sur l'observation de toutes les pattes thoraciques. Nous pensons que ce travail, joint à celui de notre thèse de troisième cycle, apportera une meilleure compréhension de l'évolution de la musculature de la patte de l'embryon du Phasme *Carausius morosus* Br.

(Les diverses figures données dans ce mémoire correspondent à une partie des documents en couleurs qui ont été joints à nos rapports d'activité au C.N.R.S. pour les années 1967-1968 et 1968-1969.)

ABREVIATIONS

a, d, p, v,	milieux des régions A, D, P, V.
ap. art	apophyse articulaire.
apd	apodème.
apd. dép	apodème dépresseur.
apd. él	apodème élévateur.
ap. dép. Tr	apodème dépresseur du trochanter.
ap. st	apophyse sternale.
I	article distal.
II	article proximal.
art. p	articulation présomptive.
b. hypod ant	bourrelet hypodermique antérieur.
b. hypod post	bourrelet hypodermique postérieur.
cd. art	condyle articulaire.
Cx	coxa.
div. lat	diverticule latéral.
dtz	« Dotterzellen Membrane ».
empl. gg. n dt	emplacement ganglion nerveux droit.
gg. n	ganglion nerveux.
hypod	hypoderme.
lim. inter-sg	limite intersegmentaire.
lim. PL-ST	limite pleuro-sternale.
m	muscle(s).
mb. art	membrane articulaire.
m. cx-tr	muscle coxal du trochanter.
mésod	mésoderme.
m. Th	muscle thoracique de la patte
P S	plan sagittal.
R. ant, A	région antérieure.
R. dors, D	région dorsale.
R. PL	région pleurale.
R. PL-T	région pleuro-tergale.
R. post, P	région postérieure.
R. T	région tergale.
R. vent, V.	région ventrale.
scl	sclérites présomptifs (?).
Sg. Mx_2	segment labial.
sp. l.	septe longitudinal.
ST	Sternum.
t. ad	tissu adipeux,
Th	segment thoracique.
Th_1	prothorax.
Th_2	mésothorax.
Th_3	métathorax.
Tr	trochanter.
tri	trochantin.
z. pl. P	zone pleurale P.

BIBLIOGRAPHIE

1. Leuzinger (H.), Wiesmann (R.) & Lehmann (F. E.). — 1926, Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. G. Fischer, Jena, p. 1-414.
2. Marquardt (F.). — 1939, Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus* Br. *Zool. Jb.* (Anat.), 66, p. 63-128.
3. Fournier (B.). — 1966, Contribution à l'étude du développement des pattes chez l'embryon du Phasme *Carausius morosus* Br. Thèse de troisième cycle, (Biologie animale), Bordeaux.
4. Fournier (B.). — 1968, Chronologie de la ségrégation des articles de la patte embryonnaire chez *Carausius morosus* Br. *Bordeaux Médical*, n° 9, p. 1687-1688 (Communication au LXXXVI[e] Congrès de l'A.F.A.S., juillet 1967).
5. Fournier (B.). — 1968, Contribution à l'étude expérimentale des relations entre l'ectoderme et le mésoderme au cours du développement embryonnaire de la patte de *Carausius morosus* Br. : les ébauches d'apodèmes et la ségrégation des masses musculaires. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 265, série D., p. 1864-1867.
6. Fournier (B.). — Rapport d'activité au C.N.R.S., 1968, (1[er] mars 1967 au 29 février 1968). *Deuxième partie :* recherches descriptives, p. 22-34, 10 figures et 4 planches (*inédit*).
(1° *Ectoderme :* évolution des apodèmes et des articulations, rotation de la patte, formation du trochantin. 2° *Mésoderme :* muscles coxaux du trochanter, élévateurs et dépresseurs, muscles thoraciques du coxa, abducteurs et adducteurs).
7. Fournier (B.). — Rapport d'activité au C.N.R.S., 1969, (1[er] mars 1968 au 28 février 1969). *Deuxième partie :* recherches descriptives, p. 16-18 avec 7 planches (*inédit*).
(Reconstructions spatiales de la musculature thoracique de la patte aux stades VI_8, VI_4, VI_2 et V_3. Essais de délimitation des territoires musculaires présomptifs dans la vésicule coelomique, au stade V_3).
8. Scholl (G.). — 1969, Embryonalentwicklung des Kopfes und Prothorax von *Carausius, Z. Morph. Tiere*, 65, 1-142.

9a. Fournier (B.). — 1964, Etude chronologique du développement embryonnaire de *Carausius morosus* Br. (Etablissement d'une « échelle de stades ».) *D.E.S., Zoologie, Bordeaux.*

9b. Fournier (B.). — 1967, Echelle résumée des stades du développement embryonnaire du Phasme *Carausius morosus* Br. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 104, série A, n° 1, p. 1-30.

10. Günther (K. U.) und Deckert (K. T.). — 1933, Vergleichende Untersuchungen über Gelenkung und Muskulatur der Beine bei Orthopteren. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, p. 377-405.
11. Jesiorsky (L.). — 1918, Der Thorax von *Dixippus morosus (Carausius)* Br., *Z. wiss. Zool.*, Bd. 117, p. 727-815.
12. Snodgrass (R. E.). — 1965, The principles of Insect Morphology, Mc Grawhill, New York and London.
13. Weber (H.). — 1952, Grundriss der Insektenkunde. *Jena*, G. Fischer.

Bordeaux. — Impr. E. Drouillard, 3, place de la Victoire.

BOUND MAY 1974

3 2044 128 464 4

Date Due